

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

DYNAMIQUE SUCCESSIONNELLE CYCLIQUE DES PEUPLEMENTS PIONNIERS  
DANS LE PAYSAGE BORÉAL QUÉBÉCOIS

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

SANDRINE GAUTIER-ÉTHIER

MARS 2013

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## REMERCIEMENTS

***L'honnêteté est le premier devoir du professeur. Sinon, les connaissances aussi vastes soient-elles ne valent rien.*** [Zhang Xianliang] Extrait de *Mimosa*

Pour leurs conseils, encouragement et disponibilité. Un merci spécial à Alain Leduc et Christian Messier

***Un bon maître a ce souci constant : enseigner à se passer de lui.*** [André Gide] Extrait de *Journal*

Pour leurs enseignements, aides et disponibilité. Un merci spécial à Daniel Lesieur, Marc Mazerolle, Mélanie Desrochers, Luc Lauzon, Sara Henri-Bastien, Jenna Jacobs, Tyler Rudolph.

***Où peut-on être mieux qu'au sein de sa famille?*** [Jean-François Marmontel]

Pour leur aide, soutien et confiance. Un merci spécial à Monique Gautier et Patrick Gautier-Éthier.

***L'amitié donne son lustre à la prospérité, et soulage en partageant les fardeaux de l'adversité.***  
[Cicéron]

Pour leur support moral, leur aide, leur écoute et leur joie de vivre. Tous mes amis que j'ai un peu délaissés par moment. Tous les membres du CEF de Montréal et de Rouyn-Noranda, vous êtes comme une deuxième famille. Un merci spécial à Alexie Fay Caron, Jessica Imbleau-Legault, Léa Langlois et les moumounes, Annie-Claude Bélisle, Albanie Leduc, Nicolas Fauvar, Jean-Bastien Lambert, Jodi Giordano, Charles Stephen et Alexis Laferrière.

*Un merci particulier à tous ceux que j'oublie puisque bien que j'ai des troubles de mémoire et je ne me rappelle pas en ce moment votre contribution, sachez qu'elle a été grandement appréciée et qu'elle aura contribué à mon succès.*

**Cette recherche a été rendue possible grâce à la contribution financière du Fonds de recherche du Québec–Nature et technologies (FQRNT), et du Centre d'étude de la forêt (CEF).**

## TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	V
LISTE DES TABLEAUX.....	VI
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES .....	VII
RÉSUMÉ .....	VIII
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
Contexte .....	1
États des connaissances.....	2
Facteurs écologiques régionaux: .....	2
Patrons de dynamique successione: .....	3
Caractérisation écologique des principales espèces:.....	6
Objectifs et approches méthodologiques.....	8
CHAPITRE I	
CYCLIC SUCCESSIONAL DYNAMIC OF PIONEER SPECIES	
IN THE EASTERN CONTINUOUS BOREAL FOREST.....	20
1.1 Abstract.....	12
1.2 Introduction.....	13
1.3 Methodology.....	15
1.3.1 Study Area .....	15
1.3.2 Proportion of pioneer stand .....	17
1.3.3 Cyclic succession analysis.....	17
1.4 Results.....	20
1.4.1 Importance of pure pioneer stand .....	20
1.4.2 Proportion and distribution of cyclic succession .....	21
1.4.3 Local factors influencing cyclic succession.....	22
1.5 Discussion.....	24
1.6 Conclusion .....	28

1.7 Bibliography .....	29
CONCLUSION GÉNÉRALE .....	11
Implication .....	41
BIBLIOGRAPHIE .....	42

## LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1.1	Map of the localisation of the study area into the North-American boreal forest and of the different regions into the study area.....	16
1.2	Map representing the proportion of commercial pure pioneer stand by ecological region of the study area.....	20
1.3	Map representing the importance relative of the proportion of cyclic succession for each ecological region of the study area.....	21

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
1.1	Frequencies of occurrence of the cyclic succession for each type of pure pioneer species stand in the Québec continuous boreal forest.....	22
1.2	Proportion of cyclic succession occurrence for each type of pure pioneer stand by ecological region. Bold characters represent case when the observed value is significantly different from the expected value (Darker case= higher than expected, lighter case= lower than expected) Lower case character refers to the geographical position of the eco region. (WB) white birch, (POP) poplars, (JP) jack pine, (HAR).....	23

## LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

CPF	Calcul de la possibilité forestière
DBH	Diameter at breast height
MRNF	Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune
SIFORT	Système d'information forestière par tesselle
TSP	Temporary Sample Plots



## RÉSUMÉ

Présentement, les décisions reliées à la succession forestière sont prises par les aménagistes à partir du meilleur de leurs connaissances et des informations disponibles. Toutefois, dans un contexte de réduction des incertitudes dans le calcul de la possibilité forestière (CPE), la caractérisation de l'importance de la succession cyclique pour la forêt boréale continue du Québec constitue un premier pas pour combler le manque d'information sur l'évolution des peuplements.

Pour l'instant, la succession directionnelle (c.-à-d. lorsque l'intervalle entre deux perturbations majeures est suffisamment long pour que les espèces de fin de succession qui se sont établies en même temps que les espèces pionnières remplacent celles-ci dans la canopée) est de facto supposée par les aménagistes. À l'opposé, la succession cyclique n'est pas un concept très bien défini dans la littérature scientifique. Plusieurs définitions circulent et il était nécessaire d'harmoniser les termes pour en clarifier les concepts. Nous avons défini la succession cyclique, comme étant le maintien de la dominance de l'espèce pionnière dans la canopée au-delà de la cohorte initiale. De plus, nous avons supposé que l'absence de gaules et de semenciers d'espèces de fin de succession dans un peuplement pionnier déjà bien établi était une indication d'un site soumis à la succession cyclique et donc, que la dynamique successione cyclique était étroitement reliée à l'exclusion des espèces de fin de succession. L'étude a permis de vérifier s'il y avait une plus grande probabilité de succession cyclique dans une région donnée lorsque la sévérité et la fréquence des perturbations y étaient élevées ou si la probabilité était avant tout attribuable à des conditions écologiques locales (différenciation de niche) où à des facteurs régionaux (interaction climat et régime de perturbations).

Notre étude visait à quantifier (1) la présence de peuplements pionniers dans le paysage de la forêt boréale de l'est du Canada et (2) la proportion de ces peuplements qui montrent une succession cyclique. Selon nos analyses, les effets des facteurs locaux sur l'occurrence de la succession cyclique n'ont pas été observés, tandis que nous avons pu observer qu'il y avait une plus grande probabilité de succession cyclique dans une région lorsque la sévérité et la fréquence des perturbations y étaient élevées. Bien qu'il semble que des perturbations naturelles fréquentes et sévères, laissant peu de semenciers locaux et détruisant les banques de graines, peuvent conduire à une extirpation locale des espèces de fin de succession, nous avons remarqué que le chevauchement, sur une courte période de temps, de perturbations d'origine anthropique (c.-à-d. colonisation et exploitation) avec celles d'origine naturelle (c.-à-d. feux et épidémie) favorise davantage la mise en place d'une succession cyclique dans la sapinière.

MOTS CLÉS : succession cyclique, forêt boréale, espèces pionnières, état stable alternatif,  
accident de régénération

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### Contexte

L'apport de la forêt à l'économie québécoise est considérable avec plus de 150 000 emplois directs ou indirects (Québec, 2008). Les forêts québécoises s'étendent sur la majorité du territoire et représentent environ 20 % du total canadien (Québec, 2008). L'important gradient latitudinal retrouvé au Québec permet l'établissement de différentes zones de végétation (Coulombe *et al.*, 2004 ; Saucier *et al.*, 2009). La plus grande est la zone boréale qui recouvre plus du tiers de la superficie du Québec (Saucier *et al.*, 2009). L'essor de l'industrie de la pâte et du papier à la fin du 19<sup>e</sup> siècle a entraîné une intensification de l'exploitation de la forêt boréale (Lessard *et al.*, 2008). À dessein de permettre un approvisionnement constant et durable, le gouvernement provincial a développé depuis les années 1970 des modèles de croissance forestière servant à estimer la possibilité forestière, c.-à-d. le calcul de la possibilité annuelle de coupe à rendement soutenu (Coulombe *et al.*, 2004 ; Saucier *et al.*, 2009).

En réponse à des inquiétudes et à des insatisfactions soulevées par la vérificatrice générale au sujet de l'actuel modèle, les parlementaires, en 2002, ont mis sur pied un comité d'étude du calcul de la possibilité forestière (CPF) (Bernier *et al.*, 2004). Ce comité avait entre autres comme objectif de déterminer et de quantifier les imprécisions et incertitudes reliées à l'estimation de la possibilité forestière (Bernier *et al.*, 2004). Dans le rapport déposé en octobre 2004 le comité scientifique conclut que le calcul est raisonnable, mais il formule plusieurs recommandations pour améliorer la précision du CPF (Bernier *et al.*, 2004). Plusieurs de ces recommandations ont trait à différentes techniques utilisées, mais ils signalent aussi le manque de connaissance à l'intérieur de différentes sphères de recherche

(Bernier *et al.*, 2004). Une des sphères encouragées est celle de la modélisation de la succession forestière (Bernier *et al.*, 2004).

Présentement, les décisions reliées à la succession forestière sont prises par les aménagistes à partir du meilleur de leurs connaissances et des informations disponibles (Drescher *et al.*, 2008). Drescher et ses collaborateurs (2008) ont justement montré que les incertitudes étaient élevées par rapport au choix de l'évolution successione des peuplements boréaux. Les choix de l'évolution d'un peuplement de première venue sont bien souvent pris de façon arbitraire, basés sur l'expérience personnelle des différents aménagistes (Bernier *et al.*, 2004). Ces décisions sont pourtant cruciales puisque l'avenir de ces jeunes peuplements influence grandement le CPF à long terme (Bernier *et al.*, 2004).

### **États des connaissances**

Facteurs écologiques régionaux:

La forêt boréale est le plus vaste écosystème forestier du Canada et du Québec (Saucier *et al.*, 2009). Sa grande étendue géographique entraîne donc une grande variation des conditions biophysiques. Par exemple, le changement de température, suivant un gradient sud-nord, influence la productivité des espèces, jusqu'à ce qu'elles atteignent leur limite nordique de distribution (Saucier *et al.*, 2009). Similairement, un accroissement d'altitude entraîne aussi une diminution de la température qui affecte de la même manière la végétation (Saucier *et al.*, 2009). Par ailleurs, il existe des différences importantes de précipitation inhérentes à la situation géographique au Québec. Les régions à l'est subissent l'influence de l'océan Atlantique et reçoivent plus de précipitation, alors que celles de l'ouest sont soumises à un climat plus continental, c'est-à-dire plus sec (Saucier *et al.*, 2009).

L'une des caractéristiques universelles de la zone boréale est la prédominance d'un régime de perturbations naturelles par le feu comme l'un des facteurs principaux de la dynamique forestière (Chen et Popadiouk, 2002 ; Saucier *et al.*, 2009). Les feux étant entre autres influencés par les précipitations, ils sont plus récurrents à l'ouest favorisant les espèces

adaptées au feu comme l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.) et le pin gris (*Pinus Banksiana* Lamb.), tandis que le cycle de feu plus long à l'est favorise le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) (Bouchard et Pothier, 2008 ; Bouchard, Pothier et Gauthier, 2008 ; Lefort *et al.*, 2004 ; Saucier *et al.*, 2009 ; Saucier *et al.*, 1998). Selon l'étude de Lefort *et al.* (2004), les unités de paysage ayant le plus court cycle de feu se retrouvent centrées au nord, à la limite de la zone boréale commerciale. L'ensemble de ces unités de paysage, ayant toutes un cycle de feu de moins de 200 ans, forme la région écologique connue sous l'appellation du triangle de feu à cause de sa forme distinctive (Lefort *et al.*, 2004). De plus, bien qu'à l'apparence similaire, il existe à l'intérieur d'une même région une hétérogénéité de conditions abiotiques (c.-à-d. dépôt de surface, condition édaphique et la configuration du paysage) qui favorise une hétérogénéité du cycle de feux (Cyr, Gauthier et Bergeron, 2007). De plus, la colonisation a fortement perturbé le territoire que ça soit par des feux d'abattis ou par l'ouverture de nouveaux territoires de coupe (Lessard *et al.*, 2008). L'intensification de la coupe forestière depuis les années 1980 et le déplacement du front de coupe du sud au nord, laisse le sud de la forêt boréale grandement modifié (Boucher, Arseneault et Sirois, 2009). À ces perturbations majeures du paysage forestier s'ajoutent les perturbations secondaires telles que les épidémies d'insectes et les chablis, qui créent des trouées favorisant ainsi la création de peuplements inéquiens (Blais, 1983 ; Bouchard, Pothier et Gauthier, 2008 ; Chen et Popadiouk, 2002 ; Saucier *et al.*, 2009). Bien que ces événements perturbateurs rajeunissent le paysage forestier en relançant la succession, l'intra-variabilité de sévérité d'une perturbation crée de l'hétérogénéité à l'intérieur même du territoire perturbé et contribue à la création d'une mosaïque forestière hétérogène à l'intérieur d'une même région (Chen et Popadiouk, 2002 ; Madoui *et al.*, 2010).

#### Patrons de dynamique successionale:

Il y a différents patrons de succession possible, le plus connu est sans aucun doute la succession directionnelle. Plusieurs études ont montré que généralement, lorsque l'intervalle entre deux perturbations majeures est suffisamment long, les espèces de fin de succession remplacent les essences pionnières dans la canopée (e.g. Bergeron et Dubuc, 1989 ; Carleton

et Maycock, 1978 ; Duchesne et Ouimet, 2009 ; Frelich et Reich, 1995 ; Kurkowski *et al.*, 2008). Habituellement, ces deux types d'espèces s'établissent simultanément peu de temps après la perturbation et le changement de dominance observé dans la canopée est principalement dû à leur différent taux de croissance, leur capacité à tolérer l'ombrage et leur longévité (Bergeron et Charron, 1994 ; Carleton, 1982 ; Cogbill, 1985 ; Gutsell et Johnson, 2002 ; Johnstone *et al.*, 2004). Les espèces pionnières ont une croissance plus rapide ce qui leur permet de dominer rapidement la voûte forestière, mais ayant généralement une plus courte longévité, elles atteignent leur âge de sénescence, période de dégénérescence où elles sont plus susceptibles aux bris, plus tôt que les espèces de fin de succession (Auger *et al.*, 2004 ; Bergeron, 2000). Les ouvertures créées durant cette période de sénescence permettent aux espèces de fin de succession jusqu'ici cantonnées au sous couvert de remplacer les espèces pionnières (Bergeron, 2000 ; Brassard et Chen, 2006 ; Kneeshaw et Bergeron, 1996). Une fois que la dominance des espèces de fin de succession est établie, leur maintien dans le peuplement au-delà de leur âge de bris en absence de perturbation majeure entraîne une succession structurale caractérisée par une structure inéquienne du peuplement (Harper *et al.*, 2002 ; Kneeshaw et Gauthier, 2003).

À l'opposé, la succession cyclique n'est pas un concept très bien défini dans la littérature scientifique. Plusieurs définitions circulent et il est nécessaire d'harmoniser les termes pour en clarifier les concepts. De nombreux auteurs parlent de succession cyclique lorsque l'espèce immédiatement dominante après feu est la même que celle avant feu, et ce, peu importe la régénération présente en sous couvert (Bergeron et Dubuc, 1989 ; Brassard et Chen, 2006 ; Carleton et Maycock, 1978 ; Horn, 1981a). Il serait préférable de parler d'auto remplacement, puisque par définition une succession est un enchaînement sans interruption (Maubourguet, 1994) et qu'un feu est considéré comme une perturbation majeure relançant la succession secondaire (Finegan, 1984 ; Glenn-Lewin et Van Der Maarel, 1992 ; Horn, 1981b). Tandis que ce qu'on a défini comme succession cyclique, c'est-à-dire le maintien de la dominance dans la canopée de l'espèce pionnière au-delà de la cohorte initiale, est souvent décrit comme de l'auto remplacement (e.g. Caners et Kenkel, 2003 ; Kurkowski *et al.*, 2008 ; Lecomte et Bergeron, 2005) ou particulièrement dans le cas du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) comme étant un état stable alternatif (e.g. Rogers, Leffler et



Ryel, 2010). L'expression succession cyclique est à privilégier lorsqu'on parle de la dynamique qui sous-tend l'évolution compositionnelle de ces peuplements.

Cette dynamique est caractérisée par l'absence d'une source locale de semences d'espèce de fin de succession (Bergeron, 2000 ; Bergeron et Dubuc, 1989 ; Caners et Kenkel, 2003 ; Johnstone *et al.*, 2004). Plusieurs études ont montré que des perturbations naturelles fréquentes et sévères, laissant peu de semenciers locaux et détruisant les banques de graines, peuvent conduire à une extirpation locale des espèces de fin de succession (Bergeron et Dubuc, 1989 ; Johnstone et Chapin, 2006 ; Payette *et al.*, 2000). Un bel exemple est donné dans l'étude de Kurkowski *et al.* (2008) où les espèces pionnières (peupliers et bouleaux) sont cantonnées aux sites plus fréquemment perturbés alors que les espèces de fin de succession (épinette noire) se retrouvent principalement sur les sites moins affectés. Dans leur étude, ils ont aussi testé l'hypothèse que l'exclusion des espèces serait principalement due aux interactions entre la physiologie des différentes espèces et les conditions du milieu (c.-à-d. différenciation des niches) (Kurkowski *et al.*, 2008). Ils (Kurkowski *et al.*, 2008) ont démontré qu'un gradient marqué des conditions physiques, telles que retrouvées en terrain montagneux en Alaska, peut créer une répartition disjointe des essences forestières au sein du paysage. Par ailleurs, d'autres études établissent que les principaux facteurs responsables de la persistance de l'exclusion des espèces de fin de succession dans le peuplement seraient la mauvaise dispersion des graines et le faible taux de survie des semis une fois la dominance des espèces pionnières établit (Albani, Anderson et Kimmins, 2005 ; Greene *et al.*, 1999 ; Simard, Bergeron et Sirois, 2003). La succession cyclique se traduit par un peuplement où la composition forestière demeure stable et ce, peu importe le temps depuis le dernier feu, dû à l'exclusion des espèces de fin de succession (Cumming, Schmiegelow et Burton, 2000 ; Kulakowski, Veblen et Drinkwater, 2004 ; Kurkowski *et al.*, 2008). Bien que maintes fois rapportés pour l'est de la forêt boréale canadienne (e.g. Bergeron, 2000 ; Bergeron et Dubuc, 1989 ; Carleton et Maycock, 1978 ; Cogbill, 1985), la fréquence et les facteurs causaux de la succession cyclique n'a jamais fait l'objet d'une étude.

Finalement, plusieurs études démontrent l'existence d'une troisième voie successioneuse possible, soit la dégénérescence du peuplement en lande, ce qui est habituellement caractérisé par le maintien d'une importante densité d'arbustes dans le sous-

bois (Caners et Kenkel, 2003 ; Carleton et Maycock, 1978 ; Cogbill, 1985 ; Zoladeski et Maycock, 1990). L'importante présence de la strate arbustive diminue considérablement l'apport en lumière au niveau du sol, limitant la régénération et le recrutement, et ce, même lorsqu'il y a des ouvertures dans la canopée (Kneeshaw et Bergeron, 1996, 1998 ; Messier, Parent et Bergeron, 1998). Cette dynamique entraîne une perte de forêt productive, tel que seulement une perturbation importante peut relancer la succession. Puisque cette dynamique semble marginale dans la partie continue de la forêt boréale, elle n'a pas été prise en compte lors de la présente étude.

#### Caractérisation écologique des principales espèces:

Les principales espèces retrouvées en forêt boréale québécoise peuvent être divisées en deux grands groupes fonctionnels, soit les espèces pionnières et celles de fin de succession. La division se fait, principalement, en se basant sur leurs différents traits de vie et sur leur adaptabilité au feu (Bergeron et Dubuc, 1989 ; Harvey *et al.*, 2002). La tolérance à l'ombre, soit la capacité de s'établir et de se développer sous couvert est un facteur prédominant pour la catégorisation des espèces. Les espèces de fin de succession, telle que le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.), le sapin baumier, l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss.) et l'épinette noire sont toutes relativement tolérantes à l'ombre et n'ont pas d'adaptation particulière au feu, sauf pour l'épinette noire qui possède des cônes semi-sérotineux (Honkala et Burns, 1991). Plusieurs études ont démontré que le succès d'établissement des différentes espèces varie selon le substrat (Charron et Greene, 2002 ; Simard, Bergeron et Sirois, 1998 ; Simard, Bergeron et Sirois, 2003). Bien que la majorité des espèces résineuses a un bon taux de germination sur le sol minéral, sur l'humus et sur les courtes mousses telles que *Polytrichum sp.*, le thuya et l'épinette blanche démontre une claire préférence pour s'établir sur le bois en décomposition (Charron et Greene, 2002 ; Simard, Bergeron et Sirois, 1998 ; Simard, Bergeron et Sirois, 2003). Toutefois, tous les semis de conifères, sauf ceux de sapin, ont de la difficulté à s'établir sur la litière des feuillus (Simard, Bergeron et Sirois, 1998 ; Simard, Bergeron et Sirois, 2003). De plus, les semis d'espèces de fin de succession ont un taux de croissance plus faible dans les premières années suivant l'établissement que celui des



espèces pionnières (Chen et Popadiouk, 2002 ; Frelich et Reich, 1995 ; Gutsell et Johnson, 2002 ; Lieffers, Stadt et Stan, 1996).

Par ailleurs, les espèces intolérantes à l'ombre sont généralement synonymes d'espèces pionnières puisqu'elles sont habituellement les premières espèces ligneuses à coloniser un site ouvert suite à une perturbation importante (Horn, 1981b). Conséquemment, les principales espèces pionnières de la forêt boréale, le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.), le peuplier faux-tremble et le pin gris, sont toutes classées intolérantes à l'ombre selon le *Silvics of North America* (Honkala et Burns, 1991). En forêt boréale, le feu est la principale source de perturbation majeure, créant d'immenses ouvertures et relançant la succession (Heinselman, 1981). Pour qu'une espèce intolérante soit une bonne pionnière en milieu boréal, elle doit pouvoir recoloniser rapidement après feu, ce qui est le cas des trois espèces susmentionnées (Cogbill, 1985). Le bouleau à papier et le peuplier faux-tremble peuvent se reproduire de façon sexuée, par graine, mais aussi de façon végétative soit, respectivement, par rejet de souche et drageonnement (Bergeron, 2000 ; Bergeron et Dubuc, 1989 ; Honkala et Burns, 1991). Tandis que le pin gris ne se reproduit pas végétativement, mais protège la majorité de ses graines dans des cônes sérotineux (Honkala et Burns, 1991). Ces différentes adaptations font des espèces pionnières d'excellentes colonisatrices après feu, mais pour qu'il y ait succession cyclique les espèces doivent aussi avoir la capacité de se maintenir à long terme dans un peuplement peu perturbé.

En effet, il a été démontré que les espèces pionnières ne survivent pas sous le couvert forestier et doivent donc profiter des trouées formées par les épidémies d'insectes et d'autres perturbations intermédiaires pour se maintenir à long terme dans le peuplement (Caners et Kenkel, 2003 ; Cumming, Schmiegelow et Burton, 2000 ; Gauthier, Gagnon et Bergeron, 1993 ; Pare et Bergeron, 1995). Le recrutement de nouveaux individus dans les trouées se fait principalement par les rejets ou les drageons, car ils ont une croissance plus rapide que les semis surpassant ainsi la compétition (Honkala et Burns, 1991 ; Kauppi, Kiviniitty et Fern, 1988). Par conséquent, le bouleau à papier et le peuplier faux-tremble peuvent se maintenir dans le peuplement au-delà de la cohorte initiale (e.g. Bergeron et Charron, 1994 ; Cumming, Schmiegelow et Burton, 2000 ; Kurkowski *et al.*, 2008 ; Kurz, Veblen et Kulakowski, 2007). Finalement, Gauthier, Gagnon et Bergeron (1993) ont démontré que dans certaines

conditions, le pin gris, contrairement à la croyance populaire, peut se régénérer en absence de feu. Leur étude a montré que sur des sites xériques dont l'ouverture du couvert est suffisante, le pin gris peut se maintenir et se régénérer créant des peuplements inéquiens (Gauthier, Gagnon et Bergeron, 1993). La régénération du pin gris en absence de feu est possible grâce à la variabilité de sérotinité des cônes (Gauthier, Bergeron et Simon, 1996). Certains individus portent majoritairement des cônes sérotineux, d'autres des cônes non sérotineux et la plupart un mélange des deux types (Gauthier, Bergeron et Simon, 1996). De plus, il semble que le type non sérotineux soit favorisé dans les régions ayant un cycle de feu plus long (Gauthier, Bergeron et Simon, 1996).

Comme observées pour le pin gris, les conditions abiotiques du milieu (c.-à-d. dépôt de surface, condition édaphique et la configuration du paysage) contribuent à déterminer l'espèce colonisatrice et la dynamique successionnelle qui s'en suivra (Duchesne et Ouimet, 2009 ; Gauthier, De Grandpré et Bergeron, 2000 ; Gauthier, Gagnon et Bergeron, 1993 ; Harper *et al.*, 2002). Généralement, les dépôts à texture fine et à régime hydrique mésique sont colonisés par le peuplier faux-tremble, les dépôts plus grossiers et plus secs le sont par le pin gris et le bouleau à papier, tandis que les épinettes préfèrent les dépôts organiques à faible drainage (De Grandpré, Morissette et Gauthier, 2000 ; Duchesne et Ouimet, 2009 ; Gauthier, De Grandpré et Bergeron, 2000). En général, les caractéristiques écophysiologiques propre à chaque espèce conditionnent leur présence ou pas sur certains sites en fonction des conditions environnementales (Kurkowski *et al.*, 2008). La succession cyclique est de facto observée lorsque sur un site une seule espèce peut y croître, tandis que sur les sites où les tolérances d'au moins deux espèces se superposent, la succession directionnelle est possible (Kurkowski *et al.*, 2008).

### **Objectifs et approches méthodologiques**

Afin d'étudier la succession végétale, Austin (1977) divisa les différentes techniques empiriques existantes en deux groupes distincts, soit l'approche statique et l'approche dynamique. L'approche statique sous-tend l'utilisation de données recueillies à un moment

unique dans le temps tandis que l'approche dynamique implique l'utilisation de données prises au même endroit à plusieurs moments (Austin, 1977 ; Enright, 1982). L'approche statique a été privilégiée dans le cadre de cette étude puisque nous avons accès à un très grand nombre de placettes. Malgré quelques faiblesses, cette approche permet d'envisager l'avenir probable de la communauté en acceptant quelques suppositions de base (Brisson, Bergeron et Bouchard, 1988 ; Enright, 1982). Comme principale supposition, nous avons déterminé que l'absence de gaules et de semenciers d'espèces de fin de succession dans un peuplement pionnier déjà bien établi était signe d'un site soumis à la succession cyclique. De cette façon, il a été possible de quantifier les différents taux de succession cyclique pour les peuplements de première venue et aussi selon les différentes régions forestières boréales du Québec. Cette approche nous a permis de vérifier notre hypothèse de départ concernant la plus grande probabilité de succession cyclique dans une région donnée lorsque la sévérité et la fréquence des perturbations y sont élevées. Les prédictions suivantes ont été aussi évaluées :

Prédiction 1 : Les peuplements d'essence pionnière situés dans la pessière à mousse présenteront une plus grande proportion de succession cyclique que ceux dans la sapinière à bouleau blanc dû au fait que la fréquence et l'intensité des perturbations naturelles majeures (c.-à-d. les feux) y sont plus élevées.

Prédiction 2 : Les peuplements de bouleau blanc et de peuplier faux-tremble situés dans la sapinière à bouleau blanc et la pessière à mousse de l'ouest présenteront une plus grande proportion de succession cyclique que ceux des sous-domaines de l'est en raison de la différence d'intensité de la perturbation dominant la région; soit les épidémies d'insectes dans l'est (perturbation intermédiaire) et les feux à l'ouest.

Prédiction 3 : La région du triangle de feux, reconnue comme celle ayant le plus court cycle de feu, est celle où on retrouvera le plus de dynamique cyclique principalement pour les peuplements de pin gris.

En écologie, l'utilisation de modèle de régression pour déterminer l'influence de certains facteurs sur une variable réponse binaire, s'est répandue vers la fin des années 80 -

début 90 avec le développement de programme de statistique (Allison, 1999 ; Trexler et Travis, 1993). Puisque la dynamique successionnelle d'un site dépend tout d'abord du potentiel de changement compositionnel présent *in situ* et qu'il est possible d'exprimer cette variable réponse sous forme binaire, l'utilisation de modèle était donc justifiée pour tester la deuxième hypothèse de départ qui stipule que la probabilité de succession cyclique (c.-à-d. la présence de peuplements composés uniquement d'essences pionnières) est avant tout attribuable à des conditions écologiques locales (différenciation de niche) plutôt qu'à des facteurs régionaux (interaction climat et régime de perturbations). Des régressions logistiques ont été utilisées puisqu'elles sont appropriées lorsque les valeurs explicatives sont quantitatives ou un mélange de valeurs qualitatives et quantitatives (Legendre et Legendre, 1998). Tel est justement le cas avec la variété des différents types de facteur local analysée (p. ex. type de dépôt de surface, altitude...).

Malgré le nombre récent d'études sur les patrons de succession caractérisant la forêt boréale (e.g. Chen et Taylor, 2011 ; Duchesne et Ouimet, 2009 ; Gauthier, De Grandpré et Bergeron, 2000 ; Hill, Mallik et Chen, 2005), la prise en considération de ses dynamiques successionnelles à l'intérieur du calcul de possibilité forestière tarde toujours puisqu'il manque d'informations pour l'ensemble du territoire boréal québécois. Dans le même ordre d'idée, l'étude de Drescher *et al.* (2008) a démontré que les incertitudes étaient élevées par rapport au choix fait par les aménagistes concernant l'évolution des peuplements boréaux en régénération. Par manque d'information sur les différentes voies successionnelles, la succession directionnelle est *de facto* supposée par les aménagistes pour l'évolution des peuplements en régénération. Notre étude s'inscrit dans cette optique de réduction des incertitudes entourant l'évolution des peuplements pionniers. La caractérisation de l'importance de la succession cyclique dans l'est de la forêt boréale constitue donc un premier pas pour combler le manque d'information sur l'évolution des peuplements.

## **CHAPITRE I**

### **CYCLIC SUCCESSIONAL DYNAMIC OF PIONEER SPECIES IN THE EASTERN CONTINUOUS BOREAL FOREST**

Cet article a été écrit par Sandrine Gautier-Éthier <sup>1,2</sup>  
et révisé par Alain Leduc <sup>1,2</sup> et Christian Messier <sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> Centre d'étude de la forêt (CEF), Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, C.P. 8888, Succursale Centre-Ville, Montréal, Québec, H3C 3P8.

<sup>2</sup> Chaire industrielle CRSNG UQAT-UQAM en aménagement forestier durable, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boul. de l'Université, Rouyn-Noranda, Québec, J9X 5E4.

<sup>3</sup> Chaire CRSNG/Hydro-Québec sur le contrôle de la croissance de l'arbre, Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, C.P. 8888, Succursale Centre-Ville, Montréal, Québec, H3C 3P8.



## 1.1 Abstract

An alternative successional pathway to directional succession in the forest is cyclic succession (i.e. when the pioneer species has the potential to maintain its dominance beyond the original cohort). We supposed that a region subject to frequent and high severity perturbations will show a higher probability of cyclic succession. That way, rapid successive disturbances can exclude late-successional species from a stand and therefore form an alternative stable state. On the other hand, the exclusion of late successional species can also be caused by the ecophysiological characteristics of species causing segregation of the late and pioneer species on some sites. The research lingers on the way those two possible causes of cyclic succession (i.e. disturbance regime and niche differentiation) can affect the succession in the eastern part of the continuous boreal forest of Canada. In order to test our hypothesis and to quantify the importance of cyclic succession in the boreal forest of Quebec, we use the Temporary Sample Plots (TSP) database established by the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec (MRNF) that covers the Québec boreal forest with more than 15 000 TSP. Our results show that cyclic succession is present in all type of pure pioneer stands and its presence varies between 16% and 45%. None of the local variables inventoried contributed significantly to explain the occurrence of cyclic succession. Our results suggest that a region subjected to frequent and high severity natural and anthropogenic perturbations will show a higher probability of cyclic succession and that a significant increase of pioneer species in the landscape will most likely lead to an amplification of cyclic succession. This phenomenon is akin to a shift to an alternative stable state.

**KEY WORDS:** cyclic succession, boreal forest, pioneer species, alternative stable state, compound disturbance.

## 1.2 Introduction

It has almost been a century since the publication of the masterwork of Clements, *Plant succession: an analysis of the development of vegetation* (1916), where he proposed the facilitation process or relay floristic as a cause of compositional succession. His work was so eloquent that the theory remained uncriticized until Egler (1954) presented his initial floristic composition theory. Since then, many studies have been done and continue to be done on different pathways (e.g. Horn, 1981a ; Taylor et Chen, 2011), causes (e.g. Carleton, 1982 ; Chen *et al.*, 2009) and mechanisms (e.g. Greene *et al.*, 2007 ; Steneker, 1974) of succession. It is commonly accepted that stands dominated by pioneer species are usually associated with recently disturbed areas (Chen et Popadiouk, 2002 ; Horn, 1981b). In the North-American boreal forest biome, jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.), trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) and white birch (*Betula papyrifera* Marsh.) are the most common pioneer tree species (Chen et Popadiouk, 2002). In this biome, as for many other biomes in the world, classical successional models predict that over time, pioneer species will be gradually replaced by late successional species (Connell et Slatyer, 1977). This successional pathway implies that the time interval between major disturbances is relatively long since the relay in the canopy is due to the different growth rate and longevity of the species type (Bergeron et Charron, 1994 ; Carleton, 1982 ; Cogbill, 1985 ; Gutsell et Johnson, 2002 ; Johnstone *et al.*, 2004).

Cyclic succession is an alternative successional pathway, lesser known successional dynamic. In order to settle the great confusion around that term and definition, we propose to harmonize it. Many authors commonly misuse cyclic succession with the auto-replacement phenomenon occurring when the post-fire regeneration is the same as the pre-fire vegetation (e.g. Brassard et Chen, 2006 ; Carleton et Maycock, 1978 ; Horn, 1981a), while others misname a cyclical dynamic (i.e. the pioneer species as the potential to maintain its dominance beyond the original cohort) as auto-replacement (Caners et Kenkel, 2003 ; Kurkowski *et al.*, 2008). Also, some studies on trembling aspen have used the expression “stable state” for describing stands undergoing cyclic succession (Rogers, 2002 ; Rogers, Leffler et Ryel, 2010). The term cyclic succession is preferred when referring to the dynamic underlying the compositional evolution of these kind of stands.

Since Holling (1973), many researchers have described the need for a site to experience a large perturbation to surpass its resilience and to switch from one stable state to an alternative stable state (Beisner, Haydon et Cuddington, 2003). Jasinski and Payette (2005) have shown that rapid successive natural disturbances can exclude late-successional species and therefore form an alternative stable state. However, in such cases the absence of these other tree species leads the site through a regressive succession (Jasinski et Payette, 2005). Also, recent researches have suggested that the multitude of anthropogenic pressures (i.e. anthropic disturbance, climate change) affecting an ecosystem decreases its resilience and makes it more likely to switch to an alternative stable state (Buma et Wessman, 2011 ; Folke *et al.*, 2004 ; Payette et Delwaide, 2003). Furthermore, the additive or even synergistic effects from colonization, exploitation, climate change and natural disturbances are pushing the forest ecosystem more towards its alternative stable states (Folke *et al.*, 2004 ; Payette et Delwaide, 2003 ; Yamasaki *et al.*, 2008). Paine, Tegner and Johnson (1998) described compound disturbance as a superimposition of a major stress (i.e. natural or anthropogenic) on a community already altered by some significant disturbance. This is why we hypothesize that a region subject to frequent and high severity perturbations will show a higher probability of cyclic succession. On the other hand, a recent study done in Alaska, show that the ecophysiological characteristics of species can cause segregation of the late and pioneer species in some site (Kurkowski *et al.*, 2008). The research lingers on the way those two possible causes of cyclic succession (i.e. disturbance regime and niche differentiation) can affect the succession in the eastern part of the continuous boreal forest.

Although trembling aspen stands undergoing cyclic succession have been observed throughout most of the species' range, the importance of this phenomenon in the boreal forest has never been characterised (Bergeron et Dubuc, 1989 ; Cumming, Schmiegelow et Burton, 2000 ; Kaye, Stohlgren et Binkley, 2003 ; Kurkowski *et al.*, 2008 ; Kurz, Veblen et Kulakowski, 2007 ; Rogers, Leffler et Ryel, 2010). The proportion of occurrence of cyclic succession in trembling aspen stands seems to be extremely variable: it varies from 84% in Utah (Rogers, Leffler et Ryel, 2010) to 16% in Colorado (Smith et Smith, 2005). Furthermore, the presence and importance of cyclic succession for other pioneer tree species, such as jack pine and white birch have never been assessed, despite these species being



pioneer species that are well adapted to frequent fires and sharing common traits such as vegetative regeneration (poplars and birch).

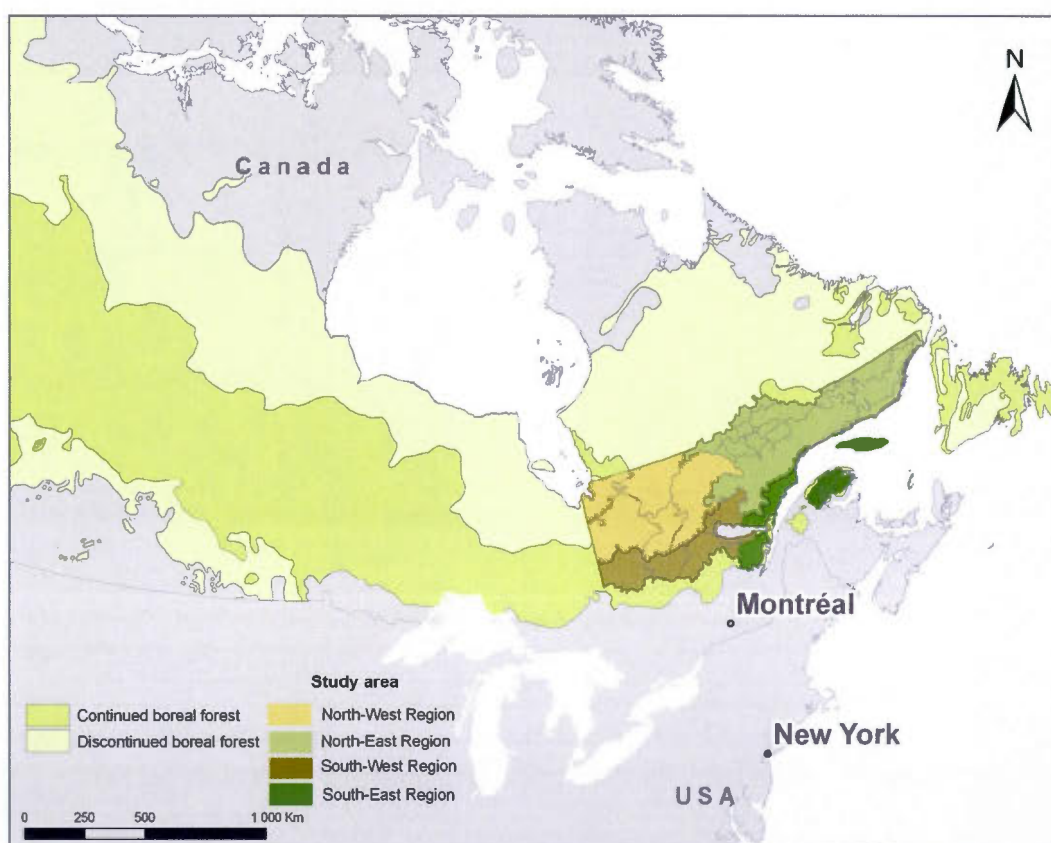
In order to test our hypothesis and to quantify the importance of cyclic succession in the boreal forest of Quebec, we use a large database covering almost half of the eastern part of the North-American continuous boreal forest (552 000 km<sup>2</sup>). The Temporary Sample Plots (TSP) database established by the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec (MRNF) covers the Québec boreal forest with more than 15 000 TSP. The Québec boreal forest also offers an interesting array of disturbance frequency, severity and types for testing our hypothesis that a region subject to frequent and high severity perturbations will show a higher probability of cyclic succession.

### 1.3 Methodology

#### 1.3.1 Study Area

The boreal forest is the largest terrestrial biome on Earth. In Canada, it represents almost 60% of the Canadian land mass and it is subdivided into eight ecozones (Wiken, 1986). The biggest ecozone in Canada is the boreal shield and it covers most of the Québec continuous boreal forest, our study area (Wiken, 1986). The Québec continuous boreal forest covers about 552 000 km<sup>2</sup>, ranging from 57°W to 79°W and 47°N to 52°N (Saucier *et al.*, 2009). This vast territory is under the influence of various climatic conditions. The temperature follows a south-to-north gradient (annual mean temperature varies from 1°C to -3°C) that reduces the species diversity and overall forest productivity until as one moves north to the northern limits of the productive forest (Saucier *et al.*, 2009). Increasing altitude has a similar effect than the increase of latitude (Saucier *et al.*, 2009). Also, due to the large extent of this biome, the geographic situation plays an important role in the precipitation pattern in the Québec boreal forest: the eastern part is influenced by the Atlantic Ocean and receives more precipitation than the western part, which is under a continental influence (Saucier *et al.*, 2009). The annual mean precipitation varies from 700 mm to 1 300 mm (Bergeron, Grondin et Blouin, 1999 ; Grondin, Blouin et Racine, 1999). The vegetation in the

northern part is dominated by black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP.), but other tree species are often present in various proportions, such as jack pine, white birch and trembling aspen (Saucier *et al.*, 2009). Although predominantly coniferous, mixtures of conifers and deciduous tree species are common in the southern part, and the species are more diverse (e.g. balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.), white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss.), eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.)) (Saucier *et al.*, 2009). The entire territory divided into 26 regions, called ecological regions, which reflect changes in composition and vegetation dynamics (Figure 1.1) (Saucier *et al.*, 1998).



**Figure 1.1** Map of the localisation of the study area into the North-American boreal forest and of the different regions into the study area.

### 1.3.2 Proportion of pioneer stand

First, a characterisation of the importance of pure pioneer stands presence in the Québec productive boreal landscape was made. This provided an overview of the regional importance of stands susceptible to cyclic succession. The evaluation was made using the *Système d'information forestière par tesselle (SIFORT)* database; a georeferenced mapping system in which the provincial forest inventory maps are divided into 14 ha pixels (Pelletier *et al.*, 1996). Each pixel contains attributes of mapped forest polygons such as cover type, forest type and height class (Pelletier *et al.*, 1996). We used these characteristics to compile the regional proportion of commercial pioneer stands. Following the Québec forest mapping criteria (1997), a commercial forest stand was considered a pure pioneer stand when trees of a single pioneer tree species of more than 4m in height made up >75% of the total basal area of the stand. The proportion of commercial pure pioneer stand into the boreal landscape was then given by the relative frequency of the corresponding pixels reported on the commercial forest fraction of landscape. In this way, we were able to establish a portrait of the proportion of pure pioneer stand within each ecological region.

### 1.3.3 Cyclic succession analysis

#### 1.3.3.1 Data

Although the SIFORT database covers the entirety of the commercial boreal forest, its data do not give information on the presence of companion species in or under the canopy of pure stand, that could affect the successional dynamic at play in the stand. On the other hand, the Temporary Sample Plots (TSP) database established by the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec (MRNF) is sufficiently large to provide a representative sample and is more detailed. The Québec continuous boreal forest is covered with more than 15 000 TSP. They are composed of one circular sub-plot of 40m<sup>2</sup> centered inside a circular plot of 400 m<sup>2</sup>. Inside the plot, data were taken for all trees with a diameter at breast height (DBH) of >900 mm. Saplings ( $\geq 100$  mm and < 900 mm DBH) were inventoried only in the sub-plot. Also, some of the plot's physical characteristics were measured: slope, deposit,

drainage and altitude. On all the TSP in the boreal forest, we chose only commercial pure stands composed of pioneer species (poplars, white birch and jack pine). We determine pure stand as a stand where the dominant species represent 75% or more of the basal area (---, 1997). Since stand volume is well correlated with stand age, the imposition of a minimum stand volume ( $20 \text{ m}^3/\text{ha}$ ) consistently excluded TSP that were too young or too open; therefore, we kept only commercial forest land. Approximately a third of all TSP in the boreal forest (5 754 TSP) did correspond to our criteria of a commercial pure pioneer stand and were kept for our analyses.

#### 1.3.3.2 Index:

An index was created in order to quantify the frequency of the possible occurrence of the cyclic succession for each type of pioneer species stand (i.e.: white birch, poplars, jack pine, intolerant hardwood and mix of pioneer species). Like in Gradowski et al. (2010), data from trembling aspen and balsam poplar were regrouped since they have similar autecology and the term “poplars” was used to refer to it. The index was designed with the assumption that a pure pioneer stand, without the presence of shade-tolerant coniferous saplings or trees, will undergo cyclic succession. We are well aware that such stands can also exhibit regressive succession, in which the stand is overrun by shrubs blocking any tree regeneration, and progressively drives the stand to an open land ecosystem, until severe disturbance initiate a new secondary succession. For the purpose of the study, we considered regressive dynamic as too uncommon in the continuous part of the boreal forest to influence the results. As such, here we consider only cyclic succession as an alternative to directional succession. Each one of the 5 754 TSP previously determined as commercial pure pioneer stand was separated into two categories based on that index: those showing a presence of at least one stem of shade-tolerant conifers (i.e. who will most likely undergo directional succession) and those that did not. We used this categorization for calculating the relative importance of the cyclic succession present in the Québec continuous boreal landscape as a ratio of the two different types. Also, we calculated the proportion of occurrence of the phenomenon for each ecological region and we also calculated it for each type of pioneer stand by ecological

region. We used the disparity statistic developed by Neu, Byers et Peek (1974) to determine which value observed is significantly different than the expected one. This technique involves the use of a Bonferroni z statistic ( $Z_{cv} = 1,96$ ,  $\alpha=0,05$ ) to estimate whether a specific observation occurs more or less frequently than expected (Neu, Byers et Peek, 1974). This gave us the regions where the phenomenon is significantly different than the expected value.

#### 1.3.3.3 Models:

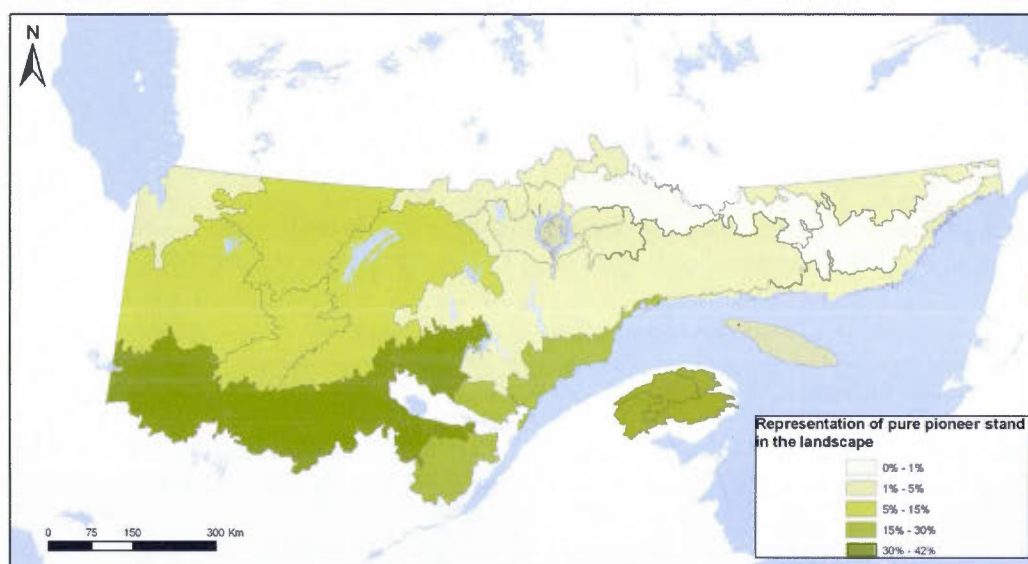
To insure that regional differences cannot be attributed to the repeated occurrences of local conditions, we assessed the influence of local factors on the occurrence of the cyclic succession. We selected TSP in which all environmental variables (altitude, slope, orientation, thickness of organic matter, and their type of surficial deposit and drainage class) were measured. In the resulting 1 074 plots, we used local factors as explicative variables and their succession categorization as our response variable. Since that categorization is expressed as a binary variable, logistic regression was the appropriate choice to use (Legendre et Legendre, 1998). All the local variables used were tested for collinearity. They were all well under the 0.8 critical value described by Menard (2002). In order to test if ecophysiological characteristics of the three main pioneers' species (white birch, poplars, and jack pine) are responsible for the segregation between pioneer and late successional species explaining cyclic succession occurrences, a model for each of these pioneer species was made. For each model, we tested the goodness-of-fit with the Le Cessie and Van Houwelingen test (1991). The hat value and the cook's distance were used to exclude extreme value and value with high leverage (Pregibon, 1981). Once the data were well adjusted to the models, we used the Akaike's information criterion (AIC) to remove non-significant variables and maximize parsimony in our models (Bozdogan, 1987).



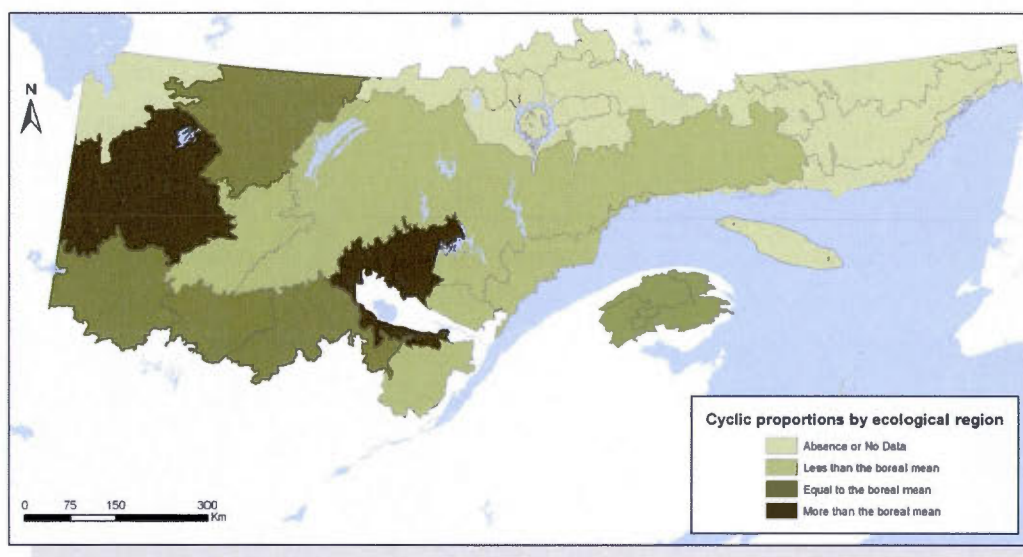
## 1.4 Results

### 1.4.1 Importance of pure pioneer stand

A map representing the commercial pure pioneer stand by ecological region shows the two main tendencies of their distribution (Figure 1.2). They are more abundant in the boreal mixedwood part of the southern boreal forest, than in the northern part of the pure black spruce boreal forest. Likewise, they are more abundant in the drier western lowland compared to the wetter eastern part of the boreal forest. The pure pioneer stands are mostly concentrated in the southwest part. In that area, the proportions of pure pioneer stands varies from 34% to 42% of the boreal forest cover. For a majority of the ecoregions, white birch dominates as the principal pure pioneer stand's type. While jack pine dominates most of the north-western pure pioneer stands. Poplars dominate only in the two most western ecoregions, which correspond to the Abitibi and James Bay lowlands.



**Figure 1.2** Map representing the proportion of commercial pure pioneer stand by ecological region of the study area.



**Figure 1.3** Map representing the importance relative of the proportion of cyclic succession for each ecological region of the study area.

#### 1.4.2 Proportion and distribution of cyclic succession

Using our index of probability of cyclic succession, we calculated the general proportion of cyclic succession occurrence by type of stand's pioneer tree species (Table 1.1). The first observation is that cyclic succession is present in all type of pure pioneer stands; it varies between 16% and 45% (Table 1.1). Secondly, cyclic succession is more frequent in pure poplar stands (45%) than in any other forest types (Table 1.1). We calculated that the general occurrence of cyclic succession in the Québec continuous boreal forest to be 16%. All the south-western regions present a ratio of cyclic succession equal or higher than the expected value, whereas all the eastern and most of the northern regions show a significantly lower incidence (Figure 1.3). Some specific areas of a region show different trends such as parts of the Abitibi and James Bay lowlands (21%), the Mistassini highlands (16%), and the area surrounding the Lac-Saint-Jean lowlands (24%) (Figure 1.3). An uneven sampling effort by ecological region and the rarity of pure pioneer stand in some leded, in certain cases, to

an insufficient number of stands for applying the statistic test (Table 1.2). In order to have a representation of the four majors regions, we fused together three eco-region who exhibited similar trend.(i.e. 6 e-f-g and 6 h-i-j ) Table 1.2 did not showed particular distribution, but rather showed some success in the four regions.

**Table 1.1 Frequencies of occurrence of the cyclic succession for each type of pure pioneer species stand in the Québec continuous boreal forest**

White birch	16% $\pm$ 2%
<b>Poplars</b>	<b>45% <math>\pm</math> 6%</b>
Jack pine	19% $\pm$ 6%
Intolerants Hardwoods	18% $\pm$ 5%
Mix of intolerants species	17% $\pm$ 4%

#### 1.4.3 Local factors influencing cyclic succession

None of the local variables (i.e. altitude, slope, orientation, thickness of organic matter, and their type of surficial deposit and drainage class) inventoried contributed significantly to explain the occurrence of cyclic succession. This does not mean that local factors had no



effect on the cyclic succession, but rather that these factors did not allow to discriminate the cyclic succession effect.

**Table 1.2** Proportion of cyclic succession occurrence for each type of pure pioneer stand by ecological region. Bold characters represent case when the observed value is significantly different from the expected value (Darker case= higher than expected, lighter case= lower than expected) Lower case character refers to the geographical position of the ecoregion. (WB) white birch, (POP) poplars, (JP) jack pine, (HAR)

		WB	POP	JP	HAR	MIX
	5a	12	19	<b>29</b>	8	8
S-W						
	5b	19	<b>46</b>	12	16	8
S-W						
	5c	18	22	18	14	11
S-W						
	5d	<b>26</b>	<b>42</b>	21	21	10
S-W						
	5e	<b>3</b>	16	<b>0</b>	8	-
S-E						
	5f	13	24	-	7	-
S-E						
	5g	<b>25</b>	<b>4</b>	8	5	-
S-E						
	5h	13	<b>13</b>	-	7	-
S-E						
	5i	<b>4</b>	<b>7</b>	-	11	-
S-E						
	6a	<b>25</b>	<b>29</b>	15	8	23
N-W						
	6c	18	<b>14</b>	10	18	4
N-W						
	6d	22	-	16	-	-
N-W						
	6	16	<b>36</b>	15	8	-
e-f-g <sub>N-W</sub>						
	6	14	<b>39</b>	9	5	-
h-i-j <sub>N-E</sub>						

## 1.5 Discussion

The cyclic successional dynamic, being present in 16% of the pure pioneer stands, plays an important role in the landscape and this role is expected to increase in the future as both natural and human made disturbance are likely to increase. Even if our models were unable to identify the local factors influencing cyclic succession, we know that pure pioneer stands are highly susceptible to undergo that dynamic (i.e. the 16% to 45% of pure pioneer stand will undergo cyclic succession.) (Table 1.1). So a significant increase of pioneer species, especially poplars, in the landscape will most likely be the first step toward an increase in this type of succession. A recent report on the evolution of Québec's boreal forest confirms that the proportion of pioneer tree hardwood is increasing (2009). According to that report, during the 1970-1999 period, softwood lost 10% of its superficies and volume to hardwood (MRNF, 2009). That trend also has been acknowledged by many researchers (e.g. Grondin *et al.*, 2003 ; Laquerre, Harvey et Leduc, 2011). Hardwood encroachment is due to both natural and anthropogenic disturbances such as fire and logging respectively.

Fire is the main driver of succession in the boreal forest since it could restart the secondary succession on a large territory (Heinselman, 1981). Usually regeneration after fire is highly dependent on the vegetation present before fire (Greene et Johnson, 1999). But some studies have demonstrated that fire severity affects vegetation composition (Chen *et al.*, 2009 ; Lavoie et Sirois, 1998 ; Shenoy *et al.*, 2011). Lavoie et Sirois (1998) showed that jack pine has a better regeneration success, and therefore can substantially increase its presence in the stand after frequent or high intensity fire. Dependant of the pre-fire vegetation, high intensity fire will promote pioneer species at the detriment of the black spruce by reducing the organic layer and therefore favoring pioneer establishment (Chen *et al.*, 2009 ; Shenoy *et al.*, 2011). The reduction of the organic layer promotes the colonization of burned site by small seeds, increasing the overall proportion of hardwood in the landscape (Johnstone *et al.*, 2010). With an increase of the proportion of hardwood, the stand is less favorable to high intensity fire thus creating less favorable soil conditions for the establishing of late-successional species by seed (Simard, Bergeron et Sirois, 2003), but still releasing a lot of suckers (Gradowski *et al.*, 2010) . Fire is not the only natural disturbance causing pioneer encroachment; large insect outbreak can also change these species' abundances in the

landscape. The eastern spruce budworms (*Choristoneura fumiferana* (Clemens)) is present throughout the North-America boreal forest and its outbreak disturbs a territory larger than that by fire (Ministère des ressources naturelles et de la faune, 2009). The mature pure fir and spruce stands are more at risk to a severe outbreak (Blais, 1983). Once the stand canopy is open, it has been showed that hardwood species can slowly established and persisted in the stand (Bouchard, Kneeshaw et Bergeron, 2006). Alternatively, pure stand of aspen have demonstrated an ability to maintain the *status quo* after an intermediate disturbance such as severe outbreaks of forest tent caterpillar (*Malacosoma disstria* (Hbn.)) (Kurz, Veblen et Kulakowski, 2007 ; Man et Rice, 2010).

It seem that a warming climate may increase pioneer species encroachment in the future, due to increasing natural disturbances such as fire (Landhäusser, Deshaies et Lieffers, 2010). Most reports predict that climatic changes will strongly affect disturbance dynamic in the eastern boreal forest (IPCC, 2007). Many researchers (Review in van Bellen, Garneau et Bergeron, 2010) have modeled the fire dynamic changes under different climatic scenarios. It appears that it will generally shorten the fire cycle and increase its intensity, but the changes will be very variable depending on the area (van Bellen, Garneau et Bergeron, 2010). Those conditions will favor the dominance of pioneer species, since their regeneration specificity is well-adapted to recurrent fires (Honkala et Burns, 1991). On the other hand, Gray (2008) modeled the effect with the climatic change scenario (CGCM3-B1) on the outbreak of the spruce budworm. He showed that even if the severity of the outbreak will increase only at its present northern margin, there will be a generalized increase in the outbreaks' duration across the eastern boreal forest (Gray, 2008). More severe and longer outbreaks, like a shorten fire cycle, will favor encroachment by hardwoods

Humans are another major disturbance of the boreal forest. In the last century, the northern colonization and the exploitation of resources has impacted most of the southern boreal forest and human activities such as logging are still continuing their northern expansion (Boucher, Arseneault et Sirois, 2009 ; Lessard *et al.*, 2008). It has been shown that hardwood encroachment is promoted by logging, especially clear-cutting (Laquerre, Harvey et Leduc, 2011). The vegetative regeneration capacity of birches and poplars allow them to rapidly overrun the competition and increase their proportion in the post-harvest stand

(Honkala et Burns, 1991 ; Kauppi, Kiviniitty et Fern, 1988). The most commonly type of harvesting or silvicultural treatment used are almost all promoting shade-intolerant species (Fraser, Lieffers et Landhäusser, 2004 ; Gradowski *et al.*, 2010 ; Laquerre, Leduc et Harvey, 2009). Even the cutting with regeneration and soil protection or the resinous retention harvesting do not stop the vegetative regeneration of those shade-intolerant hardwoods (Fraser, Lieffers et Landhäusser, 2004 ; Gradowski *et al.*, 2010). Some techniques may decrease the density of the vegetative regeneration, but still leaving the hardwood as a major component in the post-harvest stand (Fraser, Landhäusser et Lieffers, 2003 ; Gradowski *et al.*, 2010). On the other hand, the response of jack pine to logging is not straightforward. It has been show that it can regenerate after harvest if the harvesting operations open-up the canopy and if it exposes the mineral soil (Ilisson et Chen, 2009 ; Nguyen-Xuan *et al.*, 2000). However, it seems that some stands won't regenerate well and only a silvicultural treatment (e.g., prescribed burning, scarification) or a natural disturbance can increase their density to pre-harvest level (Nguyen-Xuan *et al.*, 2000 ; Waters *et al.*, 2004).

Jack pine is not the only pioneer species who benefit from successive disturbance to increase its dominance. Fraser, Landhäusser et Lieffers (2003) showed that aspen suckers are promoted by fire one year following harvesting. This finding is in accord with the conclusion of Laquerre, Leduc et Harvey (2009) that a disturbance ratio higher than the historic range favors shade-intolerant hardwood. This statement could be extended to jack pine since its regeneration strategies are more adapted to short fire intervals than those of black spruce (Carleton, 1982 ; Honkala et Burns, 1991). Rapids successive natural disturbances can even extirpate the late-successional species from the stand such as in Payette *et al.* study (2000), pushing the ecosystem to alternative stable state of lichen woodland. Their studies (i.e. Girard, Payette et Gagnon, 2009 ; Jasinski et Payette, 2005 ; Payette et Delwaide, 2003) were conducted in pure black spruce stand while our study suggested that where pioneer species are present, those species will take the dominance of the stand leading to cyclic succession instead of a recessive one. Furthermore, the combine or even synergic effect of the colonization, exploitation, climate change and natural disturbances are pushing the forest ecosystem more toward its alternative stable states (Folke *et al.*, 2004 ; Payette et Delwaide, 2003 ; Yamasaki *et al.*, 2008). The greater presence of cyclical dynamic observe in the

southern more mix part of the boreal forest can be explained by those compounded disturbances between natural and anthropogenic perturbations and by the greater distribution of pure pioneer stand present in that region (Paine, Tegner et Johnson, 1998).

Stand under cyclic succession (i.e. where the coniferous late successional species are locally extirpated) can be seen as an alternative stable state of the boreal ecosystem because the late-successional would not be able to successfully establish themselves and recolonize the area without a major disturbance. Even if the white spruce and fir can disperse their seed up to 2 km, it is a very variable dynamic and most of the actual recruitment occurs in less than 100m for the seed tree (Greene et Johnson, 2000). It shows the importance of residual patch of late successional seed trees in large fires for assuring an adequate recruitment farther inside of the fire boundaries (Greene et Johnson, 2000). In normal conditions only the 70m around the edge receives an adequate recruitment, while Peters, Macdonald and Dale (2005) showed that only a mast seeding episode during the year following a fire can assure a successful establishment of white spruce. On the other hand, black spruce produces semi-serotinous cones that can create an aerial seed bank (Honkala et Burns, 1991). The seed viability of that seed bank can be seriously reduced by high severity canopy fire (Johnstone *et al.*, 2009) or spruce budworm outbreak (Simard et Payette, 2005). Also, since late successional species take longer to reach sexual maturity, if a fire occurs before they reach that maturity (i.e. before the stand recovers from the last perturbation), it will extirpate them and favour a shift to an alternative stable state (Girard, Payette et Gagnon, 2009 ; Johnstone et Chapin, 2006 ; Paine, Tegner et Johnson, 1998). Many studies have determined that almost all recruitment happens within four years post-fire (Carleton, 1982 ; Charron et Greene, 2002 ; Greene *et al.*, 2004). After the stand initiation, the composition of pure deciduous pioneer stand tends to stay the same since most seeds cannot establish on leaf litter (Simard, Bergeron et Sirois, 2003). Only fir's seed can successfully establish under an already established deciduous pioneer stand producing thick leaf litter and deep shade (Ruel, 1992 ; Simard, Bergeron et Sirois, 2003). However, the recolonization by fir in already established pioneer stands is very slow due to its short seed dispersion and long time to reach maturity (Honkala et Burns, 1991).

## 1.6 Conclusion

The results of this study support our hypothesis, that a region subject to frequent and high severity natural and anthropogenic perturbations will show a higher probability of cyclic succession. Indeed, the major difference than we observe between the occurrence of cyclic proportion in the west and the east part of the study area follow the difference of the fir presence in the landscape that is in turn highly correlated by fire frequency. Moreover, the two ecological regions presenting a significant higher presence of cyclic succession (Figure 1.3) are also two regions with a strong history of human development (e.g. colonisation, exploitation) (lessard). Those two western regions combine high human disturbances with a short fire cycle that is also reinforcing the point that frequent perturbations can push the ecosystem to an alternative stable state.

The results of this study support our hypothesis, that a region subjected to frequent and high severity natural and anthropogenic perturbations will show a higher probability of cyclic succession. Indeed, the major difference observed in the occurrence of cyclic proportion between the western and the eastern parts of the Quebec boreal forest could also be in part attributed to the difference in balsam fir presence in that landscape. Balsam fir tends to increase in dominance with a decline in fire frequency. Moreover, the two ecological regions that showed a significant higher presence of cyclic succession (Figure 1.3) are those two regions associated with a long history of human development (Lessard *et al.*, 2008). Those two western regions are subjected to both high human and short fire cycle disturbances that act synergistically to push the ecosystem to an alternative stable state.

Even though we were unable to identify local factors influencing cyclic succession, we know that pure pioneer stands are highly susceptible to follow this dynamic (Table 1.1). Hardwood encroachment has the potential to increase under the expected effects of the climate change. A significant increase of pioneer species in the landscape will most likely lead to an amplification of cyclic succession though diminishing the stand resilience and causing a shift to an alternative stable state. A rise in the overall occurrence of cyclic succession has to be expected as a direct consequence of the increase of poplar in the landscape, since according to our proportion (Table 1.1), the poplars stands are more



susceptible to undergo this dynamic. The differences in the proportion of occurrence between the different pioneers species observed (Table 1.1) can be principally attribute to the very aggressive suckering of poplars (Steneker, 1974).

Chronosequence studies can provide a unique opportunity to understand ecological processes that are longer than a lifespan (Walker *et al.*, 2010). In order to validate such studies, the general assumption, that each site in the sequence has the same abiotic and biotic histories, has to be evaluated (Johnson et Miyanishi, 2008). Sadly, a lack of knowledge on the pre-disturbance composition and on the perturbations history could lead to a misjudgement (Johnson et Miyanishi, 2008). The use of chronosequence is not appropriate for the study of the alternative stable state such as a stand undergoing cyclic succession, since it does not take into account the problem of dispersion or extirpation of species (Johnson et Miyanishi, 2008 ; Walker *et al.*, 2010).

The eastern part of the North-American boreal forest has a high proportion of old growth and a long interval between major disturbances compared to the western part (Kneeshaw et Gauthier, 2003). It will be interesting to test our hypothesis on a larger scale, that a region subjected to frequent and high severity perturbations will show a higher probability of cyclic succession, by calculating the proportion of occurrence for the western part, where the trembling aspen is preponderant.

## 1.7 Bibliography

(1997). Normes d'inventaire forestier; Les placettes-échantillons permanentes. Direction de la gestion des stocks forestiers; service des inventaires forestiers. Ministère des ressources naturelles du Québec. Service des inventaires forestiers. Québec. GOUVERNEMENT DU QUÉBEC: 220 p.

Beisner, B. E., D. T. Haydon et K. Cuddington. 2003. «Alternative Stable States in Ecology». *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 1, no 7, p. 376-382

- Bergeron, J.F., P. Grondin et J. Blouin (1999). Rapport de classification écologique du sous-domaine bioclimatique de la pessière à mousse de l'ouest. direction des inventaire forestiers Ministère des ressources naturelles du Québec. Québec
- Bergeron, Yves, et Danielle Charron. 1994. «Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): A dendroecological approach». *Ecoscience*, vol. 1, no 2, p. 173-184
- Bergeron, Yves, et Michelle Dubuc. 1989. «Succession in the southern part of the Canadian boreal forest». *Plant Ecology*, vol. 79, no 1, p. 51-63
- Blais, J. R. 1983. «Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada». *Can. J. For. Res.*, vol. 13, p. 539-547
- Bouchard, M., D. Kneeshaw et Y. Bergeron. 2006. «Forest dynamics after successive spruce budworm outbreaks in mixedwood forests». *Ecology*, vol. 87, no 9, p. 2319-2329
- Boucher, Yan, Dominique Arseneault et Luc Sirois. 2009. «Logging history (1820-2000) of a heavily exploited southern boreal forest landscape: Insights from sunken logs and forestry maps». *Forest Ecology and Management*, vol. 258, no 7, p. 1359-1368
- Bozdogan, Hamparsum. 1987. «Model selection and Akaike's Information Criterion (AIC): The general theory and its analytical extensions». *Psychometrika*, vol. 52, no 3, p. 345-370
- Brassard, B. W., et H. Y. H. Chen. 2006. «Stand structural dynamics of North American boreal forests». *Critical Reviews in Plant Sciences*, vol. 25, no 2, p. 115-137
- Buma, B., et C. A. Wessman. 2011. «Disturbance interactions can impact resilience mechanisms of forests». *Ecosphere*, vol. 2, no 5,
- Caners, R. T., et N. C. Kenkel. 2003. «Forest stand structure and dynamics at Riding Mountain National Park, Manitoba, Canada». *Community Ecology*, vol. 4, no 2, p. 185-204
- Carleton, T. J. 1982. «The pattern of invasion and establishment of *Picea mariana* (Mill.) BSP. into the subcanopy layers of *Pinus banksiana* Lamb. dominated stands». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 12, no 4, p. 973-984



- Carleton, T. J., et P.F. Maycock. 1978. «Dynamics of the boreal forest south of James Bay». *Canadian Journal of Botany*, vol. 56, no 9, p. 1157
- Cessie, S. le, et J. C. van Houwelingen. 1991. «A Goodness-of-Fit Test for Binary Regression Models, Based on Smoothing Methods». *Biometrics*, vol. 47, no 4, p. 1267-1282
- Charron, I., et D. F. Greene. 2002. «Post-wildfire seedbeds and tree establishment in the southern mixedwood boreal forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 9, p. 1607-1615
- Chen, H., S. Vasiliauskas, G. Kayahara et T. Ilisson. 2009. «Wildfire promotes broadleaves and species mixture in boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 257, no 1, p. 343-350
- Chen, H. Y. H., et R. V. Popadiouk. 2002. «Dynamics of North American boreal mixedwoods». *Environmental Reviews*, vol. 10, no 3, p. 137-166
- Clements, F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*: Carnegie Institution of Washington, 512 p.
- Cogbill, C. V. 1985. «Dynamics of the boreal forests of the Laurentian Highlands, Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 15, no 1, p. 252-261
- Connell, Joseph H., et Ralph O. Slatyer. 1977. «Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization». *The American Naturalist*, vol. 111, no 982, p. 1119-1144
- Cumming, S. G., F. K. A. Schmiegelow et P. J. Burton. 2000. «Gap Dynamics in Boreal Aspen Stands: Is the Forest Older than We Think». *Ecological Applications*, vol. 10, no 3, p. 744-759
- Egler, Frank E. 1954. «Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development with 2 figs». *Plant Ecology*, vol. 4, no 6, p. 412-417

- Folke, Carl, Steve Carpenter, Brian Walker, Marten Scheffer, Thomas Elmqvist, Lance Gunderson et C. S. Holling. 2004. «Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 35, p. 557-581
- Fraser, Erin C, Victor J Lieffers et Simon M Landhäusser. 2004. «Wounding of aspen roots promotes suckering». *Canadian Journal of Botany*, vol. 82, no 3, p. 310-315
- Fraser, Erin C., Simon M. Landhäusser et Victor J. Lieffers. 2003. «The effects of mechanical site preparation and subsequent wildfire on trembling aspen (<i>Populus tremuloides</i> Michx.) regeneration in central Alberta, Canada». *New Forests*, vol. 25, no 1, p. 49-66
- Girard, François, Serge Payette et Réjean Gagnon. 2009. «Origin of the lichen–spruce woodland in the closed-crown forest zone of eastern Canada». *Global Ecology and Biogeography*, vol. 18, no 3, p. 291-303
- Gradowski, Tomasz, Victor J. Lieffers, Simon M. Landhäusser, Derek Sidders, Jan Volney et John R. Spence. 2010. «Regeneration of *Populus* nine years after variable retention harvest in boreal mixedwood forests». *Forest Ecology and Management*, vol. 259, no 3, p. 383-389
- Gray, David. 2008. «The relationship between climate and outbreak characteristics of the spruce budworm in eastern Canada». *Climatic Change*, vol. 87, no 3, p. 361-383
- Greene, D. F., et E. A. Johnson. 1999. «Modelling recruitment of *Populus tremuloides*, *Pinus banksiana*, and *Picea mariana* following fire in the mixedwood boreal forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, no 4, p. 462-473
- Greene, D. F., et E. A. Johnson. 2000. «Tree recruitment from burn edges». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 30, no 8, p. 1264-1274
- Greene, D. F., J. Noël, Y. Bergeron, M. Rousseau et S. Gauthier. 2004. «Recruitment of *Picea mariana*, *Pinus banksiana*, and *Populus tremuloides* across a burn severity gradient following wildfire in the southern boreal forest of Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 9, p. 1845-1857

- Greene, David F., S. Ellen Macdonald, Sybille Haeussler, Susy Domenicano, Josée Noël, Karelle Jayen, Isabelle Charron, Sylvie Gauthier, Simon Hunt, E. Trent Giellau, Yves Bergeron et Lynn Swift. 2007. «The reduction of organic-layer depth by wildfire in the North American boreal forest and its effect on tree recruitment by seed». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 37, no 6, p. 1012-1023
- Grondin, P., L. Bélanger, J. Roy, J. Noël et D. Hotte. 2003. «Envahissement des parterres de coupe par les feuillus de lumière (enfeuillage)». In *Les enjeux de biodiversité relatifs à la composition forestière*, P. Grondin et A. Cimon. Québec: Ministère des ressources naturelles, de la faune et des parcs, Direction de la recherche forestière et Direction de l'environnement
- Grondin, P., J. Blouin et P. Racine (1999). Rapport de classification écologique du sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de l'ouest. direction des inventaire forestiers Ministère des ressources naturelles du Québec. Québec
- Gutsell, S. L., et E. A. Johnson. 2002. «Accurately Ageing Trees and Examining Their Height-Growth Rates: Implications for Interpreting Forest Dynamics». *Journal of Ecology*, vol. 90, no 1, p. 153-166
- Heinselman, Miron L. (1981). FIRE INTENSITY AND FREQUENCY AS FACTORS IN THE DISTRIBUTION AND STRUCTURE OF NORTHERN ECOSYSTEMS. USDA For. Serv. Washington DC. USA: 7-57 p.
- Holling, C. S. 1973. «Resilience and Stability of Ecological Systems». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 4, p. 1-23
- Honkala, Barbara H., et Russell M. Burns. 1991. *Silvics of North America: Conifers*. U.S.A: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service p.
- Horn, H. S. 1981a. «Some causes of variety in patterns of secondary succession». In D.C. West, H.H. Shugart, D.B. Botkin (Ed.) *Forest succession: concepts and application*. Springer- Verlag New York, USA., p. 24-35
- Horn, H. S. 1981b. «Succession». In *Theoretical ecology: principles and applications*, R.M. May, p. 253-271: Blackwell Scientific Oxford

- Ilisson, T., et H. Y. H. Chen. 2009. «Response of six boreal tree species to stand replacing fire and clearcutting». *Ecosystems*, vol. 12, no 5, p. 820-829
- IPCC (2007). IPCC Fourth Assessment Report: Climate Change 2007 (AR4). New York
- Jasinski, J. P., et S. Payette. 2005. «The creation of alternative stable states in the southern boreal forest, Québec, Canada». *Ecological Monographs*, vol. 75, no 4, p. 23
- Johnson, Edward A., et Kiyoko Miyanishi. 2008. «Testing the assumptions of chronosequences in succession». *Ecology Letters*, vol. 11, no 5, p. 419-431
- Johnstone, J., et F. Chapin. 2006. «Fire Interval Effects on Successional Trajectory in Boreal Forests of Northwest Canada». *Ecosystems*, vol. 9, no 2, p. 268-277
- Johnstone, J. F., F. S. Chapin Iii, J. Foote, S. Kemmett, K. Price et L. Viereck. 2004. «Decadal observations of tree regeneration following fire in boreal forests». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 2, p. 267-273
- Johnstone, J. F., T. N. Hollingsworth, F. S. Chapin et M. C. Mack. 2010. «Changes in fire regime break the legacy lock on successional trajectories in Alaskan boreal forest». *Global Change Biology*, vol. 16, no 4, p. 1281-1295
- Johnstone, Jill, Leslie Boby, Emily Tissier, Michelle Mack, Dave Verbyla et Xanthe Walker. 2009. «Postfire seed rain of black spruce, a semiserotinous conifer, in forests of interior Alaska». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 39, no 8, p. 1575-1588
- Kauppi, A., M. Kiviniitty et A. Fern. 1988. «Growth habits and crown architecture of *Betula pubescens* Ehrh. of seed and sprout origin». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 18, no 12, p. 1603-1613
- Kaye, M. W., T. J. Stohlgren et D. Binkley. 2003. «Aspen structure and variability in Rocky Mountain National Park, Colorado, USA». *Landscape Ecology*, vol. 18, no 6, p. 591-603
- Kneeshaw, Daniel, et Sylvie Gauthier. 2003. «Old growth in the boreal forest: A dynamic perspective at the stand and landscape level». *Environmental Reviews*, vol. 11, no S1, p. S99-S114

- Kurkowski, T. A., D. H. Mann, T. S. Rupp et D. L. Verbyla. 2008. «Relative importance of different secondary successional pathways in an Alaskan boreal forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no 7, p. 1911-1923
- Kurzel, B. P., T. T. Veblen et D. Kulakowski. 2007. «A typology of stand structure and dynamics of Quaking aspen in northwestern Colorado». *Forest Ecology and Management*, vol. 252, no 1-3, p. 176-190
- Landhäuser, Simon M., Dominique Deshaies et Victor J. Lieffers. 2010. «Disturbance facilitates rapid range expansion of aspen into higher elevations of the Rocky Mountains under a warming climate». *Journal of Biogeography*, vol. 37, no 1, p. 68-76
- Laquerre, S., B. D. Harvey et A. Leduc. 2011. «Spatial analysis of response of trembling aspen patches to clearcutting in black spruce-dominated stands». *Forestry Chronicle*, vol. 87, no 1, p. 77-85
- Laquerre, S., A. Leduc et B. D. Harvey. 2009. «Augmentation du couvert en peuplier faux-tremble dans les pessières noires du nord-ouest du Québec après coupe totale». *Écoscience*, vol. 16, no 4, p. 483-491
- Lavoie, Luc, et Luc Sirois. 1998. «Vegetation changes caused by recent fires in the northern boreal forest of eastern Canada». *Journal of Vegetation Science*, vol. 9, no 4, p. 483-492
- Legendre, P., et L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology, second edition*. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company p.
- Lessard, G., E. Bouffroy, P. Blanchet et D. Poulin (2008). Québec, ville de bois. Centre collégial de transfert de technologie en foresterie de Sainte-Foy (CERFO) et Société d'histoire forestière du Québec (SHFQ). Québec: 77 p.
- Man, Rongzhou, et James A. Rice. 2010. «Response of aspen stands to forest tent caterpillar defoliation and subsequent overstory mortality in northeastern Ontario, Canada». *Forest Ecology and Management*, vol. 260, no 10, p. 1853-1860

Menard, S. 2002. *Applied logistic regression analysis. Quantitative application in the social science*. London: Sage p.

Ministère des ressources naturelles et de la faune (2009). Le portrait de l'évolution de la forêt publique sous aménagement du Québec méridional des années 1970 aux années 2000. Forêt Québec Ministère des ressources naturelles et de la faune, Direction des inventaires forestiers et Direction de l'environnement et de la protection des forêts. Québec: 142 p.

Neu, Clyde W., C. Randall Byers et James M. Peek. 1974. «A Technique for Analysis of Utilization-Availability Data». *The Journal of Wildlife Management*, vol. 38, no 3, p. 541-545

Nguyen-Xuan, Thuy, Yves Bergeron, Dan Simard, Jim W Fyles et David Paré. 2000. «The importance of forest floor disturbance in the early regeneration patterns of the boreal forest of western and central Quebec: a wildfire versus logging comparison». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 30, no 9, p. 1353-1364

Paine, Robert T., Mia J. Tegner et Edward A. Johnson. 1998. «Compounded Perturbations Yield Ecological Surprises». *Ecosystems*, vol. 1, no 6, p. 535-545

Payette, S., N. Bhiry, A. Delwaide et M. Simard. 2000. «Origin of the lichen woodland at its southern range limit in eastern Canada: The catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce-moss forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 30, no 2, p. 288-305

Payette, S., et A. Delwaide. 2003. «Shift of Conifer Boreal Forest to Lichen-Heath Parkland Caused by Successive Stand Disturbances». *Ecosystems*, vol. 6, no 6, p. 540-550

Pelletier, G., Y. Dumont, M. Bédard et J. Bergeron. 1996. «SIFORT, un système hybride des modes vectoriel et matriciel pour une nouvelle approche de l'analyse forestière». *Arpenteur-Géomètre*, vol. 23, no 3, p. 8-9

Peters, V. S., S. E. Macdonald et M. R. T. Dale. 2005. «The interaction between masting and fire is key to white spruce regeneration». *Ecology*, vol. 86, no 7, p. 1744-1750

Pregibon, Daryl. 1981. «Logistic Regression Diagnostics». *The Annals of Statistics*, vol. 9, no 4, p. 705-724



- Rogers, Paul. 2002. «Using Forest Health Monitoring to assess aspen forest cover change in the southern Rockies ecoregion». *Forest Ecology and Management*, vol. 155, no 1-3, p. 223-236
- Rogers, Paul C., A. Joshua Leffler et Ronald J. Ryel. 2010. «Landscape assessment of a stable aspen community in southern Utah, USA». *Forest Ecology and Management*, vol. 259, no 3, p. 487-495
- Ruel, Jean-Claude. 1992. «Impact de la compétition exercée par le framboisier (*Rubus idaeus* L.) et les feuillus de lumière sur la croissance du sapin (*Abies balsamea* (L.) Mill.) en régénération». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 22, no 9, p. 1408-1416
- Saucier, J. P., J. F. Bergeron, P. Grondin et A. Robitaille. 1998. «Les régions écologiques du Québec méridional (3e version) : Un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le MRNQ». *Aubelle, Février-mars*, p. 1-12
- Saucier, Jean-pierre, Pierre Grondin, André Robitaille, Jocelyn Gosselin, Claude Morneau, Pierre J.h. Richard, Jacques Brisson, Luc Sirois, Alain Leduc, Hubert Morin, Évelyne Thiffault, Sylvie Gauthier, Claude Lavoie et Serge Payette. 2009. «Écologie forestière». In *Manuel de foresterie, 2ème édition*, Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, p. 165 - 316. Québec: Éditions MultiMondes
- Shenoy, Aditi, Jill F. Johnstone, Eric S. Kasischke et Knut Kielland. 2011. «Persistent effects of fire severity on early successional forests in interior Alaska». *Forest Ecology and Management*, vol. 261, no 3, p. 381-390
- Simard, M. J., Y. Bergeron et L. Sirois. 2003. «Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 33, no 4, p. 672-681
- Simard, M., et S. Payette. 2005. «Reduction of black spruce seed bank by spruce budworm infestation compromises postfire stand regeneration». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, no 7, p. 1686-1696

- Smith, Amy E., et Frederick W. Smith. 2005. «Twenty-year change in aspen dominance in pure aspen and mixed aspen/conifer stands on the Uncompahgre Plateau, Colorado, USA». *Forest Ecology and Management*, vol. 213, no 1-3, p. 338-348
- Steneker, G. A. 1974. «Factors affecting the suckering of trembling aspen». *The Forestry Chronicle*, vol. 50, no 1, p. 32-34
- Taylor, Anthony R., et Han Y. H. Chen. 2011. «Multiple successional pathways of boreal forest stands in central Canada». *Ecography*, vol. 34, no 2, p. 208-219
- van Bellen, S., M. Garneau et Y. Bergeron. 2010. «Impact of climate change on forest fire severity and consequences for carbon stocks in boreal forest stands of Quebec, Canada: A synthesis». *Fire Ecology*, vol. 6, no 3, p. 16-44
- Walker, Lawrence R., David A. Wardle, Richard D. Bardgett et Bruce D. Clarkson. 2010. «The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development». *Journal of Ecology*, vol. 98, no 4, p. 725-736
- Waters, I., S. W. Kembel, J. F. Gingras et J. M. Shay. 2004. «Short-term effects of cut-to-length versus full-tree harvesting on conifer regeneration in jack pine, mixedwood, and black spruce forests in Manitoba». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 9, p. 1938-1945
- Wiken, E.B (1986). Les écozones terrestres du Canada, Série de la classification écologique du territoire. Direction générale des terres. Ottawa, Environnement Canada: 26 p.
- Yamasaki, S. H., R. Duchesneau, F. Doyon, J. S. Russel et T. Gooding. 2008. «Making the case for cumulative impacts assessment: Modelling the potential impacts of climate change, harvesting, oil and gas, and fire». *Forestry Chronicle*, vol. 84, no 3, p. 349-368

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Les peuplements purs d'espèces pionnières sans présence d'espèces de fin de succession représentent les peuplements soumis à la succession cyclique. La dynamique successione cyclique suppose l'exclusion des espèces de fin de succession et le maintien de la dominance de l'espèce pionnière. Notre étude qui visait entre autres à quantifier la présence de ce type de peuplement, a démontré que la succession cyclique est présente et très importante dans le paysage boréal de l'est du Canada. Nous avons estimé qu'environ 16 % de tous les peuplements pionniers purs sont soumis à la succession cyclique dans la forêt boréale continue du Québec. Cette proportion triple lorsqu'on prend en compte seulement les peuplements purs de peupliers (c.-à-d. 45 %)

Bien que nos modèles n'aient pas permis de vérifier que la probabilité de succession cyclique est mieux prédite par les facteurs locaux que par les régionaux, nous avons pu observer qu'il y a une plus grande probabilité de succession cyclique dans une région lorsque la sévérité et la fréquence des perturbations y sont élevées.

En effet, malgré un cycle de feu plus court dans la pessière que dans la sapinière, cette dernière présente des proportions de succession cyclique plus élevées. Il semble en effet que le chevauchement, sur une courte période de temps, de perturbations d'origine anthropique (c.-à-d. colonisation et exploitation) avec celle d'origine naturelle (c.-à-d. feux et épidémie) favorise la mise en place d'une succession cyclique dans la sapinière. Ceci pourrait aussi s'expliquer par le fait que l'exploitation forestière aurait, au cours des premières années, surtout visé les peuplements de conifères tolérants (épinettes et sapins), ce qui aurait diminué considérablement leur présence au niveau du territoire de la sapinière, réduisant ainsi sa capacité de colonisation de sites dominés par les peuplements pionniers (Boucher, Arseneault et Sirois, 2009 ; Lessard *et al.*, 2008). Il semble que la fréquence et la sévérité des

perturbations d'origines humaines et naturelles contribuent à l'extirpation au niveau local des espèces de fin de succession (Payette et Delwaide, 2003 ; Weir et Johnson, 1998).

Par ailleurs, nous avons pu confirmer que les peuplements purs d'espèces pionnières situés dans la sapinière à bouleau blanc et la pessière à mousse de l'ouest présentent une plus grande proportion de succession cyclique que ceux des sous-domaines de l'est. Cette différence semble être marquée par l'importante présence du sapin dans les régions de l'est. Leur grande présence dans cette région couplée avec leur capacité de s'établir sous le couvert des feuillus pourraient être en partie responsables de cette différence est-ouest. La présence du sapin étant inversement corrélée à la fréquence des feux, cela supporte l'hypothèse selon laquelle il y aurait une plus grande probabilité de succession cyclique dans une région lorsque la sévérité et la fréquence des perturbations y sont élevées.

La troisième prédiction prévoyait que la région ayant le plus court cycle de feu (c.-à-d. le triangle de feu) serait celle où l'on retrouverait la plus grande proportion de peuplement soumis à la succession cyclique. Bien que cela ne soit pas le cas à l'échelle de l'aire d'étude, à l'échelle de la pessière, la région du triangle de feu est la plus soumise à la succession cyclique. Ce qui tend aussi à supporter, mais dans une moindre mesure, l'hypothèse qu'il y a une plus grande probabilité de succession cyclique dans une région lorsque la sévérité et la fréquence des perturbations naturelles y sont élevées.

Bien que les proportions d'occurrences aient été calculées pour la forêt boréale québécoise, la similitude des écosystèmes boréaux de l'est du Canada nous permet de supposer la présence de la succession cyclique sur l'ensemble du territoire. La succession cyclique est possible sur l'ensemble du territoire boréal nord-américain et seule sa proportion dans le paysage varierait selon l'historique des perturbations de la région. Il serait intéressant de confirmer l'hypothèse de départ à plus grande échelle en comparant la proportion d'occurrences générales pour l'est de la forêt boréale canadienne avec celle de l'ouest, puisque l'ouest est caractérisé par un court cycle de feu, et par la domination du peuplier faux-tremble par rapport aux autres espèces. Par ailleurs, les changements climatiques, en augmentant la sévérité et la fréquence des perturbations naturelles, risquent d'augmenter les proportions d'occurrences de succession cyclique dans le paysage boréal.

### **Implication**

Notre étude a permis de confirmer la présence et de quantifier une nouvelle dynamique successionnelle pour les peuplements d'espèces pionnières dans la forêt boréale continue du Québec et dans l'est du Canada. En effet, notre étude contribue à la compréhension de l'évolution des peuplements de première venue et par conséquent à diminuer l'incertitude entourant leur évolution. Dans un contexte de réduction des incertitudes dans le calcul de la possibilité forestière et donc, de l'intégration de l'évolution des peuplements à l'intérieur des modèles (Côté *et al.*, 2010), cette étude joue un rôle de pionnier pour le développement de calcul de possibilités mieux adapté aux différentes dynamiques successionnelles..

## BIBLIOGRAPHIE

- (1997). Normes d'inventaire forestier; Les placettes-échantillons permanentes. Direction de la gestion des stocks forestiers; service des inventaires forestiers. Ministère des ressources naturelles du Québec. Service des inventaires forestiers. Québec. GOUVERNEMENT DU QUÉBEC: 220 p.
- (2008). La forêt pour construire le Québec de demain. Québec. GOUVERNEMENT DU QUÉBEC: 73 p.
- Albani, Marco, David W. Anderson et J. P. Kimmins. 2005. «Boreal mixedwood species composition in relationship to topography and white spruce seed dispersal constraint». *Forest Ecology and Management*, vol. 209, no 3, p. 167-180
- Allison, P. D. 1999. *Logistic Regression Using SAS® System: Theory and Application*. Cary, NC, USA.: SAS institute and Wiley p.
- Auger, Isabelle, Pierre Grondin, Denis Hotte, Daniel Mailly, Jean Noël, Stéphane Tremblay, Claude Gagné, François Labbé, Jacques Blouin, Frédéric Dufour et Rémi Gagnon (2004). Détermination de l'âge approximatif d'entrée en sénescence des principaux peuplements forestiers à l'aide des placettes-échantillons temporaires. Ministère des Ressources naturelles de la Faune et des Parcs. Québec: 44 p.
- Austin, M. P. 1977. «Use of ordination and other multivariate descriptive methods to study succession». *Vegetatio*, vol. 35, no 3, p. 165-175
- Beisner, B. E., D. T. Haydon et K. Cuddington. 2003. «Alternative Stable States in Ecology». *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 1, no 7, p. 376-382
- Bergeron, Y. 2000. «Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest». *Ecology*, vol. 81, no 6, p. 1500-1516



- Bergeron, Yves, et Danielle Charron. 1994. «Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): A dendroecological approach». *Ecoscience*, vol. 1, no 2, p. 173-184
- Bergeron, Yves, et Michelle Dubuc. 1989. «Succession in the southern part of the Canadian boreal forest». *Plant Ecology*, vol. 79, no 1, p. 51-63
- Bernier, Pierre, Michèle BERNIER-CARDOU, Georges BLAIS, Claude GAGNÉ, Gilles GAUTHIER, Robert JOBIDON, Jacques MOISAN, François PELLETIER, David POTHIER, Guy PRÉGENT, Frédéric RAULIER, Chhun-Huor UNG et Sylvain VÉGIARD (2004). RAPPORT DÉTAILLÉ DU COMITÉ SCIENTIFIQUE CHARGÉ D'EXAMINER LE CALCUL DE LA POSSIBILITÉ FORESTIÈRE. Ministère des Ressources naturelles de la Faune et des Parcs. Direction de la recherche forestière. Québec: 393 p.
- Blais, J. R. 1983. «Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada». *Can. J. For. Res.*, vol. 13, p. 539-547
- Bouchard, Mathieu, et David Pothier. 2008. «Simulations of the effects of changes in mean fire return intervals on balsam fir abundance, and implications for spruce budworm outbreaks». *Ecological Modelling*, vol. 218, no 3-4, p. 207-218
- Bouchard, Mathieu, David Pothier et Sylvie Gauthier. 2008. «Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no 6, p. 1621-1633
- Boucher, Yan, Dominique Arseneault et Luc Sirois. 2009. «Logging history (1820-2000) of a heavily exploited southern boreal forest landscape: Insights from sunken logs and forestry maps». *Forest Ecology and Management*, vol. 258, no 7, p. 1359-1368
- Bozdogan, Hamparsum. 1987. «Model selection and Akaike's Information Criterion (AIC): The general theory and its analytical extensions». *Psychometrika*, vol. 52, no 3, p. 345-370
- Brassard, B. W., et H. Y. H. Chen. 2006. «Stand structural dynamics of North American boreal forests». *Critical Reviews in Plant Sciences*, vol. 25, no 2, p. 115-137

- Brisson, J., Y. Bergeron et A. Bouchard. 1988. «Secondary succession on mesic sites in the upper St. Lawrence River, Quebec, Canada». *Les successions secondaires sur sites mesiques dans le Haut-Saint-Laurent, Quebec, Canada*, vol. 66, no 6, p. 1192-1203
- Buma, B., et C. A. Wessman. 2011. «Disturbance interactions can impact resilience mechanisms of forests». *Ecosphere*, vol. 2, no 5,
- Caners, R. T., et N. C. Kenkel. 2003. «Forest stand structure and dynamics at Riding Mountain National Park, Manitoba, Canada». *Community Ecology*, vol. 4, no 2, p. 185-204
- Carleton, T. J. 1982. «The pattern of invasion and establishment of *Picea mariana* (Mill.) BSP. into the subcanopy layers of *Pinus banksiana* Lamb. dominated stands». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 12, no 4, p. 973-984
- Carleton, T. J., et P.F. Maycock. 1978. «Dynamics of the boreal forest south of James Bay». *Canadian Journal of Botany*, vol. 56, no 9, p. 1157
- Cessie, S. le, et J. C. van Houwelingen. 1991. «A Goodness-of-Fit Test for Binary Regression Models, Based on Smoothing Methods». *Biometrics*, vol. 47, no 4, p. 1267-1282
- Charron, I., et D. F. Greene. 2002. «Post-wildfire seedbeds and tree establishment in the southern mixedwood boreal forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 9, p. 1607-1615
- Chen, H., S. Vasiliauskas, G. Kayahara et T. Ilisson. 2009. «Wildfire promotes broadleaves and species mixture in boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 257, no 1, p. 343-350
- Chen, H. Y. H., et R. V. Popadiouk. 2002. «Dynamics of North American boreal mixedwoods». *Environmental Reviews*, vol. 10, no 3, p. 137-166
- Chen, Han Y. H., et Anthony R. Taylor. 2011. «A test of ecological succession hypotheses using 55-year time-series data for 361 boreal forest stands». *Global Ecology and Biogeography*, p. no-no

- Clements, F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*: Carnegie Institution of Washington, 512 p.
- Cogbill, C. V. 1985. «Dynamics of the boreal forests of the Laurentian Highlands, Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 15, no 1, p. 252-261
- Connell, Joseph H., et Ralph O. Slatyer. 1977. «Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization». *The American Naturalist*, vol. 111, no 982, p. 1119-1144
- Côté, M., C. Couture, F. Dufour, I. Gassama, J. Girard, C. Lacasse, D. Pin, F. Plante, M. Renaud, H. Rheault, M. Villeneuve et G. Weber (2010). Orientation pour l'élaboration du calcul des possibilités forestières (CPF) pour la période 2013-2018. Bureau du forestier en chef Direction du calcul des possibilités forestières. Québec: 32 p.
- Coulombe, Guy, Jean Huot, Jules Arsenault, Éric Bause, Jean-Thomas Bernard, André Bouchard, Marie Anick Liboiron et Gérard Szaraz (2004). Rapport de la commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. Québec, Les publications du Québec: 307 p.
- Cumming, S. G., F. K. A. Schmiegelow et P. J. Burton. 2000. «Gap Dynamics in Boreal Aspen Stands: Is the Forest Older than We Think». *Ecological Applications*, vol. 10, no 3, p. 744-759
- Cyr, D., S. Gauthier et Y. Bergeron. 2007. «Scale-dependent determinants of heterogeneity in fire frequency in a coniferous boreal forest of eastern Canada». *Landscape Ecology*, vol. 22, no 9, p. 1325-1339
- De Grandpré, L., J. Morissette et S. Gauthier. 2000. «Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec». *Journal of Vegetation Science*, vol. 11, no 6, p. 791-800
- Drescher, M., A. H. Perera, L. J. Buse, K. Ride et S. Vasiliauskas. 2008. «Uncertainty in expert knowledge of forest succession: A case study from boreal Ontario». *Forestry Chronicle*, vol. 84, no 2, p. 194-209

- Duchesne, Louis, et Rock Ouimet. 2009. «Relationships between Structure, Composition, and Dynamics of the Pristine Northern Boreal Forest and Air Temperature, Precipitation, and Soil Texture in Quebec (Canada)». *International Journal of Forestry Research* vol. 2009, p. 13
- Egler, Frank E. 1954. «Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development with 2 figs». *Plant Ecology*, vol. 4, no 6, p. 412-417
- Enright, N. J. 1982. «Recognition of successional pathways in forest communities using size-class ordination». *Vegetatio*, vol. 48, no 2, p. 133-140
- Finegan, Bryan. 1984. «Forest succession». *Nature*, vol. 312, no 5990, p. 109-114
- Folke, Carl, Steve Carpenter, Brian Walker, Marten Scheffer, Thomas Elmqvist, Lance Gunderson et C. S. Holling. 2004. «Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 35, p. 557-581
- Frelich, L. E., et P. B. Reich. 1995. «Spatial patterns and succession in a Minnesota southern-boreal forest». *Ecological Monographs*, vol. 65, no 3, p. 325-346
- Gauthier, S., Y. Bergeron et J. P. Simon. 1996. «Effects of fire regime on the serotiny level of jack pine». *Journal of Ecology*, vol. 84, no 4, p. 539-548
- Gauthier, Sylvie, Louis De Grandpré et Yves Bergeron. 2000. «Differences in Forest Composition in Two Boreal Forest Ecoregions of Quebec». *Journal of Vegetation Science*, vol. 11, no 6, p. 781-790
- Gauthier, Sylvie, Julie Gagnon et Yves Bergeron. 1993. «Population Age Structure of *Pinus banksiana* at the Southern Edge of the Canadian Boreal Forest». *Journal of Vegetation Science*, vol. 4, no 6, p. 783-790
- Glenn-Lewin, David C., et Eddy Van Der Maarel. 1992. «Patterns and processes of vegetation dynamics». In *Plant succession: theory and prediction*, David C. Glenn-Lewin, R. K. Peet et Thomas T. Veblen, p. 11-60. London: Chapman & Hall

- Gradowski, Tomasz, Victor J. Lieffers, Simon M. Landhäusser, Derek Sidders, Jan Volney et John R. Spence. 2010. «Regeneration of *Populus* nine years after variable retention harvest in boreal mixedwood forests». *Forest Ecology and Management*, vol. 259, no 3, p. 383-389
- Greene, D. F., et E. A. Johnson. 1999. «Modelling recruitment of *Populus tremuloides*, *Pinus banksiana*, and *Picea mariana* following fire in the mixedwood boreal forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, no 4, p. 462-473
- Greene, D. F., J. C. Zasada, L. Sirois, D. Kneeshaw, H. Morin, I. Charron et M. J. Simard. 1999. «A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, no 6, p. 824-839
- Greene, David F., S. Ellen Macdonald, Sybille Haeussler, Susy Domenicano, Josée Noël, Karelle Jayen, Isabelle Charron, Sylvie Gauthier, Simon Hunt, E. Trent Gielau, Yves Bergeron et Lynn Swift. 2007. «The reduction of organic-layer depth by wildfire in the North American boreal forest and its effect on tree recruitment by seed». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 37, no 6, p. 1012-1023
- Grondin, P., L. Bélanger, J. Roy, J. Noël et D. Hotte. 2003. «Envahissement des parterres de coupe par les feuillus de lumière (enfeuillage)». In *Les enjeux de biodiversité relatifs à la composition forestière*, P. Grondin et A. Cimon. Québec: Ministère des ressources naturelles, de la faune et des parcs, Direction de la recherche forestière et Direction de l'environnement
- Gutsell, S. L., et E. A. Johnson. 2002. «Accurately Ageing Trees and Examining Their Height-Growth Rates: Implications for Interpreting Forest Dynamics». *Journal of Ecology*, vol. 90, no 1, p. 153-166
- Harper, K. A., Y. Bergeron, S. Gauthier et P. Drapeau. 2002. «Post-fire development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi, Québec: A landscape scale study». *Silva Fennica*, vol. 36, no 1, p. 249-263
- Harvey, Brian D., Alain Leduc, Sylvie Gauthier et Yves Bergeron. 2002. «Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 155, no 1-3, p. 369-385

- Heinselman, Miron L. (1981). FIRE INTENSITY AND FREQUENCY AS FACTORS IN THE DISTRIBUTION AND STRUCTURE OF NORTHERN ECOSYSTEMS. USDA For. Serv. Washington DC. USA: 7-57 p.
- Hill, S. B., A. U. Mallik et H. Y. H. Chen. 2005. «Canopy gap disturbance and succession in trembling aspen dominated boreal forests in northeastern Ontario». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, no 8, p. 1942-1951
- Holling, C. S. 1973. «Resilience and Stability of Ecological Systems». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 4, p. 1-23
- Honkala, Barbara H., et Russell M. Burns. 1991. *Silvics of North America: Conifers*. U.S.A: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service p.
- Horn, H. S. 1981a. «Some causes of variety in patterns of secondary succession». In D.C. West, H.H. Shugart, D.B. Botkin (Ed.) *Forest succession: concepts and application*. Springer- Verlag New York, USA., p. p. 24-35
- Horn, H. S. 1981b. «Succession». In *Theoretical ecology: principles and applications*, R.M. May, p. 253-271: Blackwell Scientific Oxford
- Jasinski, J. P., et S. Payette. 2005. «The creation of alternative stable states in the southern boreal forest, Québec, Canada». *Ecological Monographs*, vol. 75, no 4, p. 23
- Johnstone, J., et F. Chapin. 2006. «Fire Interval Effects on Successional Trajectory in Boreal Forests of Northwest Canada». *Ecosystems*, vol. 9, no 2, p. 268-277
- Johnstone, J. F., F. S. Chapin Iii, J. Foote, S. Kemmett, K. Price et L. Viereck. 2004. «Decadal observations of tree regeneration following fire in boreal forests». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 2, p. 267-273
- Kauppi, A., M. Kiviniitty et A. Fern. 1988. «Growth habits and crown architecture of *Betula pubescens* Ehrh. of seed and sprout origin». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 18, no 12, p. 1603-1613



- Kaye, M. W., T. J. Stohlgren et D. Binkley. 2003. «Aspen structure and variability in Rocky Mountain National Park, Colorado, USA». *Landscape Ecology*, vol. 18, no 6, p. 591-603
- Kneeshaw, D. D., et Y. Bergeron. 1996. «Ecological factors affecting the abundance of advance regeneration in Quebec's southwestern boreal forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 26, no 5, p. 888-898
- Kneeshaw, D. D., et Y. Bergeron. 1998. «Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest». *Ecology*, vol. 79, no 3, p. 783-794
- Kneeshaw, Daniel, et Sylvie Gauthier. 2003. «Old growth in the boreal forest: A dynamic perspective at the stand and landscape level». *Environmental Reviews*, vol. 11, no S1, p. S99-S114
- Kulakowski, D., T. T. Veblen et S. Drinkwater. 2004. «The persistence of quaking aspen (*Populus tremuloides*) in the Grand Mesa area, Colorado». *Ecological Applications*, vol. 14, no 5, p. 1603-1614
- Kurkowski, T. A., D. H. Mann, T. S. Rupp et D. L. Verbyla. 2008. «Relative importance of different secondary successional pathways in an Alaskan boreal forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no 7, p. 1911-1923
- Kurzel, B. P., T. T. Veblen et D. Kulakowski. 2007. «A typology of stand structure and dynamics of Quaking aspen in northwestern Colorado». *Forest Ecology and Management*, vol. 252, no 1-3, p. 176-190
- Laquerre, S., B. D. Harvey et A. Leduc. 2011. «Spatial analysis of response of trembling aspen patches to clearcutting in black spruce-dominated stands». *Forestry Chronicle*, vol. 87, no 1, p. 77-85
- Lecomte, N., et Y. Bergeron. 2005. «Successional pathways on different surficial deposits in the coniferous boreal forest of the Quebec Clay Belt». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, no 8, p. 1984-1995
- Lefort, P., A. Leduc, S. Gauthier et Y. Bergeron. 2004. «Recent fire regime (1945-1998) in the boreal forest of western Québec». *Écoscience*, vol. 11, no 4, p. 433-445

- Legendre, P., et L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology, second edition*. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company p.
- Lessard, G., E. Boulfroy, P. Blanchet et D. Poulin (2008). Québec, ville de bois. Centre collégial de transfert de technologie en foresterie de Sainte-Foy (CERFO) et Société d'histoire forestière du Québec (SHFQ). Québec: 77 p.
- Lieffers, V. J., K. J. Stadt et Navratil Stan. 1996. «Age structure and growth of understory white spruce under aspen». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 26, no 6, p. 1002-1007
- Madoui, A., A. Leduc, S. Gauthier et Y. Bergeron. 2010. «Spatial pattern analyses of post-fire residual stands in the black spruce boreal forest of western Quebec». *International Journal of Wildland Fire*, vol. 19, no 8, p. 1110-1126
- Maubourguet, P. (1994). Le petit larousse. Dictionnaire encyclopédique. Paris, Larousse: 1872 p.
- Messier, Christian, Sylvain Parent et Yves Bergeron. 1998. «Effects of Overstory and Understory Vegetation on the Understory Light Environment in Mixed Boreal Forests». *Journal of Vegetation Science*, vol. 9, no 4, p. 511-520
- Ministère des ressources naturelles et de la faune (2009). Le portrait de l'évolution de la forêt publique sous aménagement du Québec méridional des années 1970 aux années 2000. Forêt Québec Ministère des ressources naturelles et de la faune, Direction des inventaires forestiers et Direction de l'environnement et de la protection des forêts. Québec: 142 p.
- Neu, Clyde W., C. Randall Byers et James M. Peek. 1974. «A Technique for Analysis of Utilization-Availability Data». *The Journal of Wildlife Management*, vol. 38, no 3, p. 541-545
- Pare, David, et Yves Bergeron. 1995. «Above-Ground Biomass Accumulation along a 230-Year Chronosequence in the Southern Portion of the Canadian Boreal Forest». *Journal of Ecology*, vol. 83, no 6, p. 1001-1007
- Payette, S., N. Bhiry, A. Delwaide et M. Simard. 2000. «Origin of the lichen woodland at its southern range limit in eastern Canada: The catastrophic impact of insect defoliators

and fire on the spruce-moss forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 30, no 2, p. 288-305

Payette, S., et A. Delwaide. 2003. «Shift of Conifer Boreal Forest to Lichen-Heath Parkland Caused by Successive Stand Disturbances». *Ecosystems*, vol. 6, no 6, p. 540-550

Pelletier, G., Y. Dumont, M. Bédard et J. Bergeron. 1996. «SIFORT, un système hybride des modes vectoriel et matriciel pour une nouvelle approche de l'analyse forestière». *Arpenteur-Géomètre*, vol. 23, no 3, p. 8-9

Pregibon, Daryl. 1981. «Logistic Regression Diagnostics». *The Annals of Statistics*, vol. 9, no 4, p. 705-724

Rogers, Paul. 2002. «Using Forest Health Monitoring to assess aspen forest cover change in the southern Rockies ecoregion». *Forest Ecology and Management*, vol. 155, no 1-3, p. 223-236

Rogers, Paul C., A. Joshua Leffler et Ronald J. Ryel. 2010. «Landscape assessment of a stable aspen community in southern Utah, USA». *Forest Ecology and Management*, vol. 259, no 3, p. 487-495

Saucier, J. P., J. F. Bergeron, P. Grondin et A. Robitaille. 1998. «Les régions écologiques du Québec méridional (3e version) : Un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le MRNQ». *Aubelle, Février-mars*, p. 1-12

Saucier, Jean-pierre, Pierre Grondin, André Robitaille, Jocelyn Gosselin, Claude Morneau, Pierre J.h. Richard, Jacques Brisson, Luc Sirois, Alain Leduc, Hubert Morin, Évelyne Thiffault, Sylvie Gauthier, Claude Lavoie et Serge Payette. 2009. «Écologie forestière». In *Manuel de foresterie, 2ème édition*, Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, p. 165 - 316. Québec: Éditions MultiMondes

Simard, M. J., Y. Bergeron et L. Sirois. 2003. «Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 33, no 4, p. 672-681

- Simard, Marie-Josée, Yves Bergeron et Luc Sirois. 1998. «Conifer Seedling Recruitment in a Southeastern Canadian Boreal Forest: The Importance of Substrate». *Journal of Vegetation Science*, vol. 9, no 4, p. 575-582
- Smith, Amy E., et Frederick W. Smith. 2005. «Twenty-year change in aspen dominance in pure aspen and mixed aspen/conifer stands on the Uncompahgre Plateau, Colorado, USA». *Forest Ecology and Management*, vol. 213, no 1-3, p. 338-348
- Stenecker, G. A. 1974. «Factors affecting the suckering of trembling aspen». *The Forestry Chronicle*, vol. 50, no 1, p. 32-34
- Taylor, Anthony R., et Han Y. H. Chen. 2011. «Multiple successional pathways of boreal forest stands in central Canada». *Ecography*, vol. 34, no 2, p. 208-219
- Trexler, J. C., et J. Travis. 1993. «Nontraditional regression analyses». *Ecology*, vol. 74, no 6, p. 1629-1637
- Weir, JMH, et E A Johnson. 1998. «Effects of escaped settlement fires and logging on forest composition in the mixedwood boreal forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 28, no 3, p. 459-467
- Yamasaki, S. H., R. Duchesneau, F. Doyon, J. S. Russel et T. Gooding. 2008. «Making the case for cumulative impacts assessment: Modelling the potential impacts of climate change, harvesting, oil and gas, and fire». *Forestry Chronicle*, vol. 84, no 3, p. 349-368
- Zoladeski, Christopher A., et Paul F. Maycock. 1990. «Dynamics of the Boreal Forest in Northwestern Ontario». *American Midland Naturalist*, vol. 124, no 2, p. 289-300